АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 61

7

ИЮЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1976

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 61 (1976) № 7

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Е. М. Лавренко (главный редактор), *Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская, Т. А. Работнов, В. И. Разумов, Л. Е. Родин, И. Д. Романов, А. К. Скворцов, В. Б. Сочава, А. Л. Тахтаджян, Б. А. Тихомиров, А. И. Толмачев, Ан. А. Федоров, Б. А. Юрцев, М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, E. M. Lavrenko (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev, H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz, B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja, T. A. Rabotnov, V. I. Razumov, L. E. Rodin, I. D. Romanov, A. K. Skvortsov, V. B. Soczava, A. L. Takhtajan, B. A. Tikhomirov, A. I. Tolmatchev, M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev, O. V. Zalensky*.

УДК 581.331 : 582.886

Б. Родкевич, Й. Бэднара, Р. Снежко

ПОЛЯРИЗАЦИЯ КЛЕТОК В МЕГАСПОРОГЕНЕЗЕ У *ONAGRACEAE*

B. RODKIEWICZ, J. BEDNARA, R. SNIEŽKO.
POLARIZATION OF CELLS DURING MEGASPOROGENESIS IN *ONAGRACEAE*

У видов *Epilobium palustre*, *E. roseum*, *Oenothera grandiflora*, *O. rosea*, *O. silesiaca*, *O. fruticosa*, *Clarkia elegans*, *Godetia grandiflora* и *Fuchsia hybrida* (*Onagraceae*) полисахарид каллоза откладывается в оболочке мегаспороцита в первой мейотической профазе; в дальнейшем каллоза появляется в поперечных перегородках диад и тетрад. Только микропилярный участок оболочки теряет каллозу еще в I профазе. На этом же полюсе дифференцируется функциональная мегаспора. Такое распределение каллозы не свойственно одному лишь исследованному виду — *Oenothera silesiaca*.

В мейоцитах всех изученных видов пластиды группируются на полюсах и накапливают крахмал. Распределение пластид и диктиосом во время II мейотического деления неравномерное. Пластиды и крахмал обнаруживаются только в двух апикальных мегаспорах, большинство диктиосом наблюдается в мегаспорах, а митохондрии распределены равномерно во всех клетках тетрады. Халазальная мегаспора с каллозной оболочкой и мегаспоры без пластид утрачивают способность к дальнейшему развитию.

У исследованных видов растений с моноспорическим зародышевым мешком в клеточной оболочке мегаспороцита (мейоцита) во время I мейотической профазы появляется каллоза. В течение короткого времени, еще в I профазе, каллоза исчезает на халазальном полюсе клетки у растений с зародышевым мешком Polygonum-типа и на микропилярном полюсе мейоцита у растений с зародышевым мешком типа *Oenothera*. На этих полюсах нет каллозы в течение всего мегаспорогенеза. Каллоза появляется в поперечных перегородках диад и тетрад (Rodkiewicz, 1970). Таким образом, проявляется определенная полярность мейоцитов и тетрад. В мегаспорогенезе у *Oenothera lamarckiana* (Jalouzot, 1971) и *Epilobium palustre* (Rodkiewicz, Bednara, 1974) полярное распределение свойственно пластидам и крахмалу.

Материал и методика

Мы исследовали растения 9 видов сем. *Onagraceae*: *Epilobium palustre*, *E. roseum*, *Oenothera grandiflora*, *O. rosea*, *O. silesiaca*, *O. fruticosa*, *Clarkia elegans*, *Godetia grandiflora* и *Fuchsia hybrida*.

Семяпочки фиксировались в смеси этилового спирта и уксусной кислоты (3 : 1), гидролизовались в 2 N HCl в течение 10—15 мин. и промывались в воде. Для обнаружения в семяпочках нерастворимых полисахаридов использовалась PAS реакция (Jensen, 1962).

Идентификация каллозы во флюоресцентном микроскопе проводилась с помощью анилиновой сини (Arens, 1949; Eschrich, Currier, 1964). Этот метод, по мнению некоторых авторов (Faulkner et al., 1973), не является специфичным для каллозы. После применения PAS реакции и окрашивания анилиновой синью из семяпочек изготовлялись давленые препараты в глицерине.

Семяпочки *Epilobium palustre* фиксировались для электронной микроскопии в 2% $KMnO_4$ или в 4% глютаральдегиде с дофиксацией в 2% OsO_4, материал заливался в вестопале B.

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1976 г.

Ультратонкие срезы контрастировались уранилацетатом и цитратом свинца. Исследование проводилось с помощью электронного микроскопа Тесла 413.

Результаты исследования

У всех исследованных видов *Onagraceae* за исключением *Oenothera silesiaca* распределение каллозы в клеточных оболочках во время мегаспорогенеза в принципе одинаково. У *Epilobium palustre* и других видов каллоза появляется во всей оболочке мегаспороцита в I мейотической профазе (табл. I, *3*, см. вклейку). Позже типичная для каллозы флюоресценция исчезает из микропилярного полюса клетки и в последующих стадиях мегаспорогенеза не наблюдается, халазальная же часть флюоресцирует гораздо интенсивнее (табл. I, *4*). Различие в строении оболочки на полюсах мейоцита видно и в электронном микроскопе. На табл. I, *1* представлена микропилярная часть мейоцита с тонкой электроннонепрозрачной оболочкой, а на табл. I, *2* — халазальная часть его с оболочкой, состоящей из двух слоев — наружного, тонкого электроннонепрозрачного, и внутреннего, толстого электроннопрозрачного, по всей вероятности, состоящего в основном из каллозы.

В конце I профазы распределение каллозы изменяется, появляется сильно флюоресцирующая полоса в субмикропилярной зоне оболочки. После I мейотического деления закладываются срединная пластинка и поперечная перегородка, дающие очень сильную флюоресценцию (табл. I, *5*). Поперечные перегородки в тетраде тоже очень сильно флюоресцируют (табл. I, *6*). Поперечные перегородки в тетраде подвергаются постепенному разрушению, в результате чего в них появляются места, лишенные каллозы (Rodkiewicz, 1973). Флюоресценция постепенно исчезает — сначала в продольных стенках функциональной мегаспоры, затем в стенках дегенерирующих мегаспор и наконец — в поперечных перегородках.

Мегаспорогенез у *Oenothera silesiaca* отличается от мегаспорогенеза других указанных видов *Onagraceae* порядком появления и локализации каллозы. В диадах и тетрадах флюоресцируют только поперечные перегородки, а иногда также небольшой участок оболочки на микропилярном и халазальном полюсах.

В течение всего мегаспорогенеза у всех исследованных видов оболочки мейоцитов, диад и тетрад дают положительную PAS реакцию. Особенно сильная реакция наблюдается в поперечных перегородках диад и тетрад. Скопления нерастворимых полисахаридов в виде зерен наблюдаются в микропилярной и халазальной частях мейоцитов (табл. II, *3*, см. вклейку) и в двух апикальных мегаспорах тетрад (табл. II, *5*). В этих скоплениях зерна тесно прижаты друг к другу; исключения составляют мейоциты *Fuchsia*, в которых, кроме полярных групп, в остальных частях клетки обнаруживаются несколько зерен полисахаридов.

Мегаспорогенез *Epilobium palustre* исследовался в электронном микроскопе. В начале I мейотической профазы пластиды, диктиосомы, митохондрии и единичные цистерны эндоплазматического ретикулума (ЭР) рассеяны равномерно во всей цитоплазме мейоцита. В течение I профазы расположение пластид и диктиосом меняется. Все пластиды скапливаются в микропилярной и халазальной частях клетки (табл. I, *1*, *2* и табл. II, *1*). Между пластидами встречаются цистерны ЭР и митохондрии. В некоторых пластидах видны мелкие зерна крахмала. Число пластид в микропилярной группе достигает примерно 100. В световом микроскопе на давленых препаратах после PAS реакции в одной микропилярной группе насчитывается 200—300 крахмальных зерен. Локализация групп крахмальных зерен не меняется во время мегаспорогенеза (табл. II, *4*—*5*). В тетрадах только апикальные мегаспоры содержат зерна крахмала.

Между полярными группами пластид и ядром в мейоците находятся митохондрии, цистерны ЭР, диктиосомы и большое число мелких пузырьков, а вокруг ядра располагаются многочисленные активные диктиосомы (табл. II, *1*).

В электронном микроскопе видно, что в тетраде пластиды локализируются только в апикальных мегаспорах, в пластидах наблюдаются крахмальные зерна. Эти мегаспоры содержат также митохондрии, диктиосомы и немногочисленные цистерны ЭР. В срединных мегаспорах не наблюдается пластид, а количество диктиосом кажется больше, чем в апикальных мегаспорах, митохондрии же встречаются одинаково часто во всех клетках тетрады.

Крахмальные зерна постепенно исчезают из халазальной мегаспоры и накапливаются в микропилярной (табл. II, *2*, *6*). В развивающейся мегаспоре довольно много рибосом, цистерн ЭР, имеющих тенденцию окружать ядро.

У *Fuchsia* наблюдалось несколько атипичных мейоцитов — удлиненных или почти изодиаметрических, иногда состоящих из 5 клеток, некоторые из них содержали 2 ядра (рис. 1).

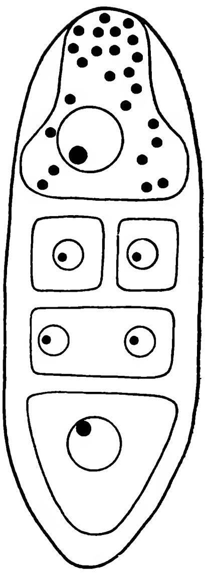


Рис. 1. Постмейотические клетки мегаспор у *Fuchsia hybrida*, в микропилярной мегаспоре — зерна крахмала.

Обсуждение

Поляризация мейоцита у исследованных видов растений проявляется в неравномерном распределении каллозы в оболочке. Как правило, полюс с функциональной мегаспорой лишен каллозы (Rodkiewicz, Kuran, 1971; Kuran, 1972). Поляризованная локализация органелл была отмечена в мегаспороците у *Gingko* (Stewart, Gifford, 1967). Согласно Н. В. Цингер и В. А. Поддубной-Арнольди (1959), у *Cypripedium insigne* крахмальные зерна разбросаны по археспориальной клетке; затем по мере роста они сосредоточиваются главным образом в халазальной части, а после дегенерации микропилярной мегаспоры — только в халазальной мегаспоре. У *Paphiopedilum* крахмальные зерна также скапливаются в халазальной части мейоцита и остаются в халазальной мегаспоре (Corti, Cecchi, 1970).

Пластиды с крахмальными зернами наблюдались в халазальной и микропилярной частях мейоцита у *Oenothera lamarckiana* (Jalouzot, 1971), а у *Epilobium* (Rodkiewicz, Bednara, 1974) — только в апикальных мегаспорах тетрады.

У исследованных видов *Onagraceae* (за исключением *Oenothera silesiaca*) в течение I мейотической профазы каллоза накапливается во всей оболочке мегаспороцита. Можно предположить, что вследствие этого мегаспороцит в какой-то мере изолирован от остальных клеток нуцеллуса. Вскоре каллоза исчезает из микропилярной части оболочки, что, очевидно, способствует улучшению проницаемости ее в этой зоне и изменяет условия метаболизма и развития клетки. В дальнейшем именно на микропилярном полюсе дифференцируется функциональная мегаспора.

Локализация зерен крахмала почти одинакова в мейоцитах и тетрадах всех исследованных видов. Один из них (*Epilobium palustre*) исследовался в электронном микроскопе. Мы предполагаем, что сходству в локализации крахмала соответствует сходство в распределении пластид и других органелл в мегаспорогенезе у изученных видов (рис. 2, *а—з*).

В течение I профазы мейоза все пластиды группируются на полюсах клетки, а диктиосомы — главным образом в перинуклеальной зоне. В результате I мейотического деления возникают две клетки одинаковой величины, но в то время как в халазальной клетке вся оболочка содержит

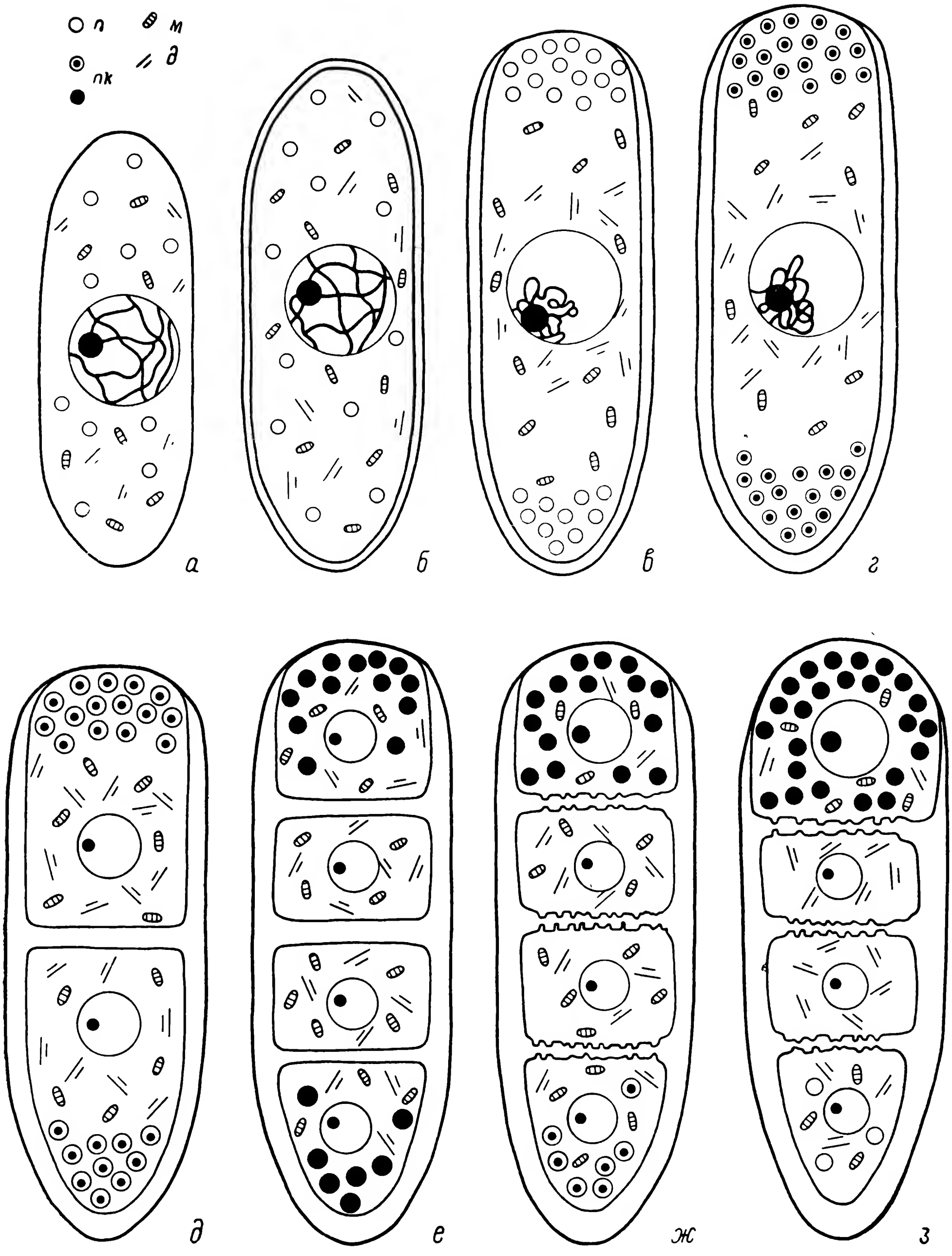


Рис. 2. Мегаспорогенез у *Epilobium palustre*.

Клеточные оболочки с каллозой, дающие PAS положительную реакцию, обозначены *двумя линиями*; клеточные оболочки без каллозы, также дающие PAS положительную реакцию, обозначены *одной линией*.

п — пластиды; *пк* — пластиды с крахмалом; *м* — митохондрии; *д* — диктиосомы; *а* — мейоцит в ранней профазе; *б* — мейоцит с оболочкой, содержащей каллозу; *в* — мейоцит, у которого микропилярная часть оболочки без каллозы; *г* — мейоцит, в пластидах накапливается крахмал; *д* — диада; *е* — молодая тетрада мегаспор; *ж* — тетрада, у которой перегородки подверглись частичному разрушению; *з* — тетрада с развивающейся микропилярной мегаспорой.

каллозу, в микропилярной клетке апикальная часть оболочки лишена ее. Органеллы в обеих клетках расположены асимметрично: на апикальном полюсе сгруппированы пластиды с крахмалом, а в части, смежной с поперечной перегородкой, — диктиосомы.

В результате II мейотического деления возникают снова примерно равные клетки, они содержат разные популяции органелл. В апикальных мегаспорах остаются все пластиды, несколько диктиосом и митохондрии; в срединных клетках, как правило, пластиды не встречаются, диктиосом очень много, а митохондрии содержатся в таком же количестве, как и в апикальных мегаспорах. Такое расположение органелл, как нам кажется, исключает возможность рассматривать срединные беспластидные мегаспоры как потенциальные материнские клетки зародышевого мешка. Апикальные мегаспоры не различаются по составу органелл, но оболочка микропилярной мегаспоры имеет зону без каллозы. Можно предположить, что это способствует проникновению питательных веществ в клетку и обусловливает ее дальнейшее развитие. Халазальная мегаспора, отделенная от соматических клеток плотной оболочкой с каллозой, утрачивает крахмал и дегенерирует.

У *Oenothera silesiaca* каллоза не накапливается в наружной оболочке тетрад (но она появляется в поперечных стенках). Такое же распределение каллозы наблюдалось у другого вида — *Oenothera muricata* (Rodkiewicz et al., 1971), у которого функциональная мегаспора располагается одинаково часто как на халазальном, так и на микропилярном полюсе тетрады (Renner, 1921). Сохранение потенциальных возможностей развития на обоих полюсах тетрады коррелирует у этого вида с отсутствием каллозы в оболочках апикальных мегаспор.

ЛИТЕРАТУРА

Цингер Н. В., В. А. Поддубная-Арнольди. (1959). Применение гистохимической методики к изучению эмбриональных процессов у орхидей. Тр. Гл. бот. сада АН СССР, 6. — Arens K. (1949). Provo de calose per meio da microscopia' a luz fluorescente e applicações do método. Lilloa Rev. Bot., 18 : 71—75. — Corti E. F., A. F. Cecchi. (1970). The behaviour of the cytoplasm during the megasporogenesis in *Paphiopedilum spicerianum* (Rchb. F.) Pfitzer. Caryologia, 20 : 715—727. — Eschrich W., H. B. Currier. (1964). Identification of callose by its diachrome and fluorochrome reaction. Stain Technol., 39 : 303—307. — Faulkner G., W. C. Kimmis, R. G. Brown. (1973). The use of fluorochromes for identification of β (1 → 3) glucans. Canad. J. Bot., 51 : 1503—1504. — Jalouzot M. F. (1971). Aspects ultrastructuraux de la mégasporogénèse d'*Oenothera lamarckiana* en rapport avec les dèpôts callosiques observès. Ann. Univ. ARERS, 9 : 36—45. — Jensen W. A. (1962). Botanical histochemistry. — Kuran H. (1972). Callose localization in the walls of megasporocytes and megaspores in the course of development of monospore embryo sacs. Acta Soc. Bot. Polon., 41 : 519. — Renner O. (1921). Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Önotheren. Zeitsch. Bot., 13 : 609—621. — Rodkiewicz B. (1970). Callose in cell walls during megasporogenesis in Angiosperms. Planta, 93 : 39—47. — Rodkiewicz B. (1973). Callose walls in megaspores in *Fuchsia* and *Epilobium*. Caryologia Suppl., 25 : 59—66. — Rodkiewicz B., J. Bednara. (1974). Distribution of organelles and starch grains during megasporogenesis in *Epilobium*. In: Fertilization in higher plants, ed. H. F. Linskens. — Rodkiewicz B., J. Bednara, H. Pora. (1971). Alternative localization of the active megaspore in tetrads in *Oenothera muricata*. Bull. Acad. Polon., Cl. II, 19 : 691—694. — Rodkiewicz B., H. Kuran. (1971). The specificity of callose distribution in cell walls during megasporogenesis in *Onagraceae*, *Caryophyllaceae* and *Scrophulariaceae*. Ann. Univ. ARERS, 9 : 31—35. — Stewart K. D., E. M. Gifford Jr. (1967). Ultrastructure of the developing megaspore mother cell of *Ginkgo biloba*. Amer. J. Bot., 54 : 375—383.

Университет
имени Марии Кюри-Склодовской,
Институт биологии,
г. Люблин, Польша.

Получено 28 IV 1975.

SUMMARY

In 8 species of *Onagraceae* callose appears in megasporocyte wall during the I meiotic prophase and later also in the cross walls of tetrads. Only micropylar apex, where a functional megaspore differentiates, becomes free of callose. In the meiocyte all plastids are grouped at the opposite poles and store starch grains. After the II meiotic division plastids and starch occur only in two apical megaspores, whereas two middle megaspores obtain large numbers of dictyosomes. In further development these two megaspores and a chalazal one enclosed in a wall with callose undergo degeneration.

УДК 581.9 : 581.526.53 (282.251.2)

А. В. Положий, А. Т. Мальцева, В. А. Смирнова

АНАЛИЗ ФЛОРЫ ОСТРОВНЫХ ПРИЕНИСЕЙСКИХ СТЕПЕЙ

A. V. POLOZHIY, A. T. MALTZEVA, V. A. SMIRNOVA.
ANALYSIS OF THE ISLAND STEPPE FLORA OF YENISEI REGION IN SIBERIA

Проведен сравнительный анализ систематической структуры (с применением методики коэффициентов ранговой корреляции Кендэла) флор островных приенисейских степей и степной приенисейской флоры в целом с флорами степей Тувы, Алтая и байкальской Сибири. На основе анализа ареалов показан географический спектр флоры приенисейских степей, выявлены реликты и эндемы. Проведенное исследование дает основание считать, что флоры современных островных степей в приенисейской Сибири являются фрагментами единой флоры, связанной общим генезисом со степными флорами Тувы, Алтая и байкальской Сибири, начиная с плиоцена до конца плейстоцена. В голоцене вследствие распространения лесной растительности на юге приенисейской Сибири исчезло единое степное пространство, сохранились лишь его отдельные острова. С этого времени флоры приенисейских островных степей развиваются только автохтонно.

Изучение флоры островных степей, существующих в приенисейской Сибири в окружении лесной растительности, представляет значительный интерес для познания истории развития и формирования современных флор в южной Сибири. Необходимость всестороннего изучения этих степей в ближайшее время определяется тем обстоятельством, что в связи с интенсивной хозяйственной деятельностью на юге Красноярского края площади, занятые степями, с каждым годом сокращаются, а флора и растительный покров все более обедняются.

При изучении флоры и растительности в приенисейской Сибири накоплены некоторые материалы (Ревердатто, 1934, 1940, 1947, 1957, 1959; Соболевская, 1946а, б; Черепнин, 1957; Положий, 1964, 1965, 1972), позволяющие судить о своеобразии флоры островных приенисейских степей по сравнению со степями Западной и Восточной Сибири. Однако специально анализом флоры островных приенисейских степей ранее никто не занимался.

Авторами этой статьи в течение 1968—1972 гг. в результате экспедиционных исследований, а также изучения коллекций гербария имени П. Н. Крылова Томского университета и гербария кафедры ботаники Красноярского педагогического института уточнен видовой состав сосудистых растений степных ценозов Абаканской, Июсо-Ширинской и Минусинской степей, Енисейско-Чулымской, Красноярской и Канской лесостепей (рис. 1). Эти материалы послужили основой для проведения систематического и географического анализов.

Сравнительно-систематический анализ приенисейских степных флор

Закономерности, выявленные А. И. Толмачевым (1941, 1970) в систематической структуре флор, позволили широко использовать методику сравнительного систематического анализа для флорогенетических исследований.

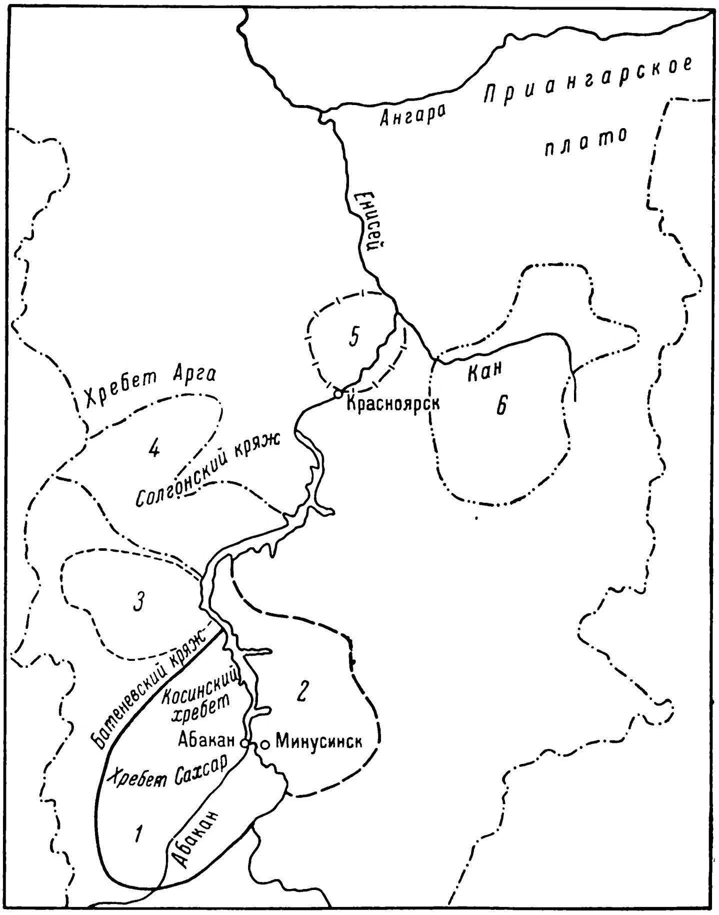


Рис. 1. Островные степи и лесостепи в приенисейской Сибири.

1 — Абаканская, 2 — Минусинская, 3 — Июсо-Ширинская, 4 — Енисейско-Чулымская, 5 — Красноярская, 6 — Канская.

В целях выяснения степени генетической близости ныне изолированных в приенисейской Сибири островных степных флор и их связи с наиболее близкими к ним степями Тувы, Алтая и байкальской Сибири мы применили метод ранговой корреляции ведущих семейств и родов по Кендэлу (Kendall, 1948), удачно использованный при сравнительном изучении флор отечественными ботаниками (Ребристая, Шмидт, 1972; Малышев, 1972).

ТАБЛИЦА 1

Количество видов сосудистых растений в степных ценозах приенисейских степей и лесостепей

Островные степи	Количество видов
Абаканская	550
Июсо-Ширинская	401
Минусинская	412
Красноярская	334
Енисейско-Чулымская	313
Канская	288

Из островных приенисейских степей наиболее богата по видовому составу Абаканская степь (550 видов), а самые обедненные — степные ценозы Канской лесостепи (288 видов — табл. 1).

Соотношение таксонов высокого ранга (отделов, классов) в составе флор приенисейских степей приблизительно одинаково. Примером может служить Абаканская степь, в составе которой папоротниковых и плауновых — около 1%, голосеменных — около 1%, цветковых — 98%. Из цветковых 81% составляют двудольные, 17% — однодольные.

К 12 семействам цветковых, которые выделены в этих флорах в качестве ведущих (табл. 2), в Абаканской степи относится 75% видов,

ТАБЛИЦА 2

Соотношение основных семейств во флорах степных ценозов островных приенисейских степей и лесостепей *

Семейство	Степи и лесостепи					
	Абаканская	Июсо-Ширинская	Минусинская	Красноярская	Енисейско-Чулымская	Канская
Fabaceae	72/1	42/2	42/3	35/3	30/3	21/3
Asteraceae	69/2	41/3	49/1	43/2	40/1	37/1
Poaceae	63/3	47/1	47/2	44/1	37/2	29/2
Rosaceae	41/4	27/4	26/4	22/4	23/4	18/4
Ranunculaceae	27/5	15/7.5	14/9	9/11	14/6	8/9
Scrophulariaceae	26/6	14/9.5	11/11	10/10	10/10.5	7/10.5
Brassicaceae	25/7	26/5	24/5	21/5	20/5	16/5
Lamiaceae	21/8	15/7.5	16/6	13/7	12/8	9/7.5
Caryophyllaceae	20/9.5	14/9.5	15/7.5	11/9	11/9	10/6
Chenopodiaceae	20/9.5	10/11	12/10	12/8	9/12	7/10.5
Liliaceae	17/11	17/6	15/7.5	14/6	13/7	9/7.5
Apiaceae	16/12	8/12	8/12	7/12	10/10.5	6/12

---

* В табл. 2. 3, 6, 7 в числителе указано количество видов, в знаменателе — место во флоре (ранг).

ТАБЛИЦА 3

Соотношение основных родов во флорах островных приенисейских степей и лесостепей

Род	Степи и лесостепи					
	Абаканская	Июсо-Ширинская	Минусинская	Красноярская	Енисейско-Чулымская	Канская
Astragalus	22/1	16/1	13/3	13/2.5	10/3	6/4
Potentilla	20/2	15/2.5	14/2	13/2.5	14/2	10/2
Artemisia	19/3	15/2.5	19/1	16/1	16/1	16/1
Oxytropis	15/4	12/5	6/8.5	5/8.5	4/9	2/9.5
Carex	11/5	13/4	10/4	9/4.5	8/4.5	8/3

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Род	Степи и лесостепи					
	Абаканская	Июсо-Ширинская	Минусинская	Красноярская	Енисейско-Чулымская	Канская
Poa	$\frac{10}{6}$	$\frac{6}{9}$	$\frac{6}{8.5}$	$\frac{5}{8.5}$	$\frac{5}{7.5}$	$\frac{4}{7.5}$
Agropyron	$\frac{9}{7.5}$	$\frac{9}{7}$	$\frac{8}{6.5}$	$\frac{9}{4.5}$	$\frac{8}{4.5}$	$\frac{4}{7.5}$
Allium	$\frac{9}{7.5}$	$\frac{10}{6}$	$\frac{9}{5}$	$\frac{7}{6}$	$\frac{7}{6}$	$\frac{5}{5.5}$
Stipa	$\frac{8}{9}$	$\frac{8}{8}$	$\frac{8}{6.5}$	$\frac{6}{7}$	$\frac{5}{7.5}$	$\frac{5}{5.5}$
Festuca	$\frac{6}{10}$	$\frac{4}{10}$	$\frac{3}{10}$	$\frac{3}{10}$	$\frac{2}{10}$	$\frac{2}{9.5}$

Июсо-Ширинской — 70%, Минусинской — 68%, Енисейско-Чулымской лесостепи — 73%, Красноярской — 72% и Канской — 61%.

Во всех этих флорах первые 4 места (ранги) принадлежат сложноцветным, злакам, бобовым и розоцветным. По богатству видами бобовых выделяется Абаканская степь (72 вида). Только в ее флоре бобовые занимают первое место. По рангам остальных ведущих семейств все сравниваемые флоры различаются. Наиболее крупных (многовидовых) родов в островных приенисейских степях — 10 (табл. 3).

Первые места в этих флорах, за исключением Канской лесостепи, занимают 3 рода — *Artemisia*, *Astragalus*, *Potentilla*. В степных ценозах Канской лесостепи два первых места занимают *Artemisia* и *Potentilla*, третье принадлежит *Carex* и четвертое — *Astragalus*.

Показатели корреляции рангов по ведущим семействам в составе этих флор (табл. 4) выявляют, что более значительно отличается флора самого южного участка — Абаканской степи — и наиболее северного участка — Красноярской лесостепи. Флора Абаканской степи больше отличается и от других островных приенисейских степных флор, чем последние между собой. Однако в целом показатели рангов ведущих семейств приенисейских островных флор достаточно высоки и дают основание считать, что они являются фрагментами единой флоры, разобщение которой произошло относительно недавно.

ТАБЛИЦА 4

Показатели корреляции рангов ведущих семейств во флорах островных приенисейских степей и лесостепей

Степи и лесостепи	Абаканская	Июсо-Ширинская	Минусинская	Красноярская	Енисейско-Чулымская	Канская
Абаканская	—	0.78	0.75	0.68	0.80	0.75
Июсо-Ширинская	—	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92
Минусинская	—	—	—	0.94	0.92	0.98
Красноярская	—	—	—	—	0.83	0.92
Енисейско-Чулымская	—	—	—	—	—	0.92

В долине Енисея, в сотнях километров к северу от островных степей, на южных каменистых склонах коренных берегов и террас встречаются значительное количество степных видов и даже степные группировки. С целью выяснить связь этой флоры с флорой островных приенисейских степей и северные границы распространения степных видов В. А. Смирнова в 1974 г. провела инвентаризацию и анализ флоры южных каменистых склонов долины Енисея от г. Кызыла до устья р. Подкаменной Тунгуски. Во флоре южных каменистых склонов на этом участке долины Енисея зарегистрировано 196 степных видов. Северным пределом распространения большинства из них является район Заангарья. Устья Подкаменной Тунгуски достигают 20 видов, ценозообразующей роли они здесь не играют. В устье Нижней Тунгуски зарегистрированы отдельные степные виды: *Koeleria cristata*, *Dianthus versicolor*, *Alyssum obovatum*.

На основе сравнительного анализа структуры флоры с применением метода ранговой корреляции (Смирнова, 1974) подтверждена близкая связь степной флоры каменистых склонов в долине Енисея (включая

ТАБЛИЦА 5

Количество видов сосудистых растений в степных флорах южной Сибири

Степи	Количество видов
Приенисейские	580
Тувинские	591
Алтайские (по А. В. Куминовой, 1960)	623
Степи байкальской Сибири (по Г. А. Пешковой, 1972)	710

ТАБЛИЦА 6

Соотношение ведущих семейств в степных флорах южной Сибири

Семейство	Степи			
	приенисейские	тувинские	алтайские	байкальской Сибири
Asteraceae	$\frac{94}{1}$	$\frac{91}{1}$	$\frac{86}{1}$	$\frac{101}{1}$
Fabaceae	$\frac{79}{2}$	$\frac{61}{3}$	$\frac{81}{2}$	$\frac{79}{2}$
Poaceae	$\frac{75}{3}$	$\frac{77}{2}$	$\frac{64}{3}$	$\frac{70}{3.5}$
Rosaceae	$\frac{43}{4}$	$\frac{35}{5}$	$\frac{44}{4}$	$\frac{70}{3.5}$
Brassicaceae	$\frac{30}{5}$	$\frac{30}{6}$	$\frac{28}{8.5}$	$\frac{33}{5}$
Chenopodiaceae	$\frac{28}{6}$	$\frac{36}{4}$	$\frac{31}{5.5}$	$\frac{28}{6}$
Ranunculaceae	$\frac{27}{7}$	$\frac{23}{8.5}$	$\frac{31}{5.5}$	$\frac{22}{9}$
Scrophulariaceae	$\frac{26}{8}$	$\frac{15}{11}$	$\frac{24}{11}$	$\frac{17}{11.5}$
Lamiaceae	$\frac{25}{9}$	$\frac{21}{10}$	$\frac{28}{8.5}$	$\frac{28}{7.5}$
Caryophyllaceae	$\frac{22}{10}$	$\frac{23}{8.5}$	$\frac{25}{10}$	$\frac{17}{11.5}$
Liliaceae	$\frac{21}{11}$	$\frac{24}{7}$	$\frac{30}{7}$	$\frac{28}{7.5}$
Apiaceae	$\frac{18}{12}$	$\frac{14}{12}$	$\frac{20}{12}$	$\frac{20}{10}$

самый северный Тунгусский участок) с флорами островных приенисейских степей.

С целью выявления генетических связей флоры приенисейских степей с другими наиболее близкими степными флорами Сибири был проведен сравнительный анализ структуры флоры приенисейских степей в целом и степных флор Тувы, Алтая и байкальской Сибири. Современная степень изученности этих флор допускает возможность такого анализа.

По богатству флоры приенисейские степи близки к степям Тувы, немного беднее степей Алтая и значительно беднее степей байкальской Сибири (табл. 5).

Из 12 ведущих семейств в составе всех этих флор (табл. 6) три первых места (ранга) занимают сложноцветные, злаки, бобовые. На четвертом месте во всех сравниваемых степных флорах, кроме Тувинской, находятся розоцветные (в степях Тувы четвертое место занимают маревые, а розоцветные — пятое).

ТАБЛИЦА 7

Соотношение основных родов в степных флорах южной Сибири

Род	Степи			
	приенисейские	тувинские	алтайские	байкальской Сибири
Potentilla	$\frac{25}{1}$	$\frac{20}{2.5}$	$\frac{19}{4.5}$	$\frac{22}{3}$
Astragalus	$\frac{24}{2}$	$\frac{16}{5}$	$\frac{31}{1}$	$\frac{19}{4}$
Artemisia	$\frac{20}{3}$	$\frac{38}{1}$	$\frac{27}{2}$	$\frac{31}{1}$
Oxytropis	$\frac{18}{4}$	$\frac{20}{2.5}$	$\frac{20}{3}$	$\frac{29}{2}$
Carex	$\frac{14}{5}$	$\frac{10}{8}$	$\frac{12}{6}$	$\frac{18}{5}$
Agropyron	$\frac{12}{6.5}$	$\frac{9}{9}$	$\frac{9}{9}$	$\frac{4}{12}$
Poa	$\frac{12}{6.5}$	$\frac{11}{6.5}$	$\frac{7}{10.5}$	$\frac{6}{10}$
Allium	$\frac{10}{8}$	$\frac{17}{4}$	$\frac{19}{4.5}$	$\frac{13}{6}$
Stipa	$\frac{9}{9}$	$\frac{11}{6.5}$	$\frac{10}{7.5}$	$\frac{8}{7.5}$
Festuca	$\frac{7}{10}$	$\frac{5}{11.5}$	$\frac{5}{12}$	$\frac{5}{11}$
Thymus	$\frac{5}{11}$	$\frac{5}{11.5}$	$\frac{10}{7.5}$	$\frac{8}{7.5}$
Dracocephalum	$\frac{4}{12}$	$\frac{6}{10}$	$\frac{7}{10.5}$	$\frac{7}{9}$

Из 12 основных родов в этих флорах (табл. 7) только один (*Artemisia*) занимает одно из первых трех мест во всех сравниваемых флорах, по рангам остальных родов они различаются.

Показатели корреляции рангов ведущих семейств и родов в составе этих флор представлены в табл. 8.

По показателям корреляции рангов ведущих семейств приенисейские степи очень близки к степям Тувы, Алтая, байкальской Си-

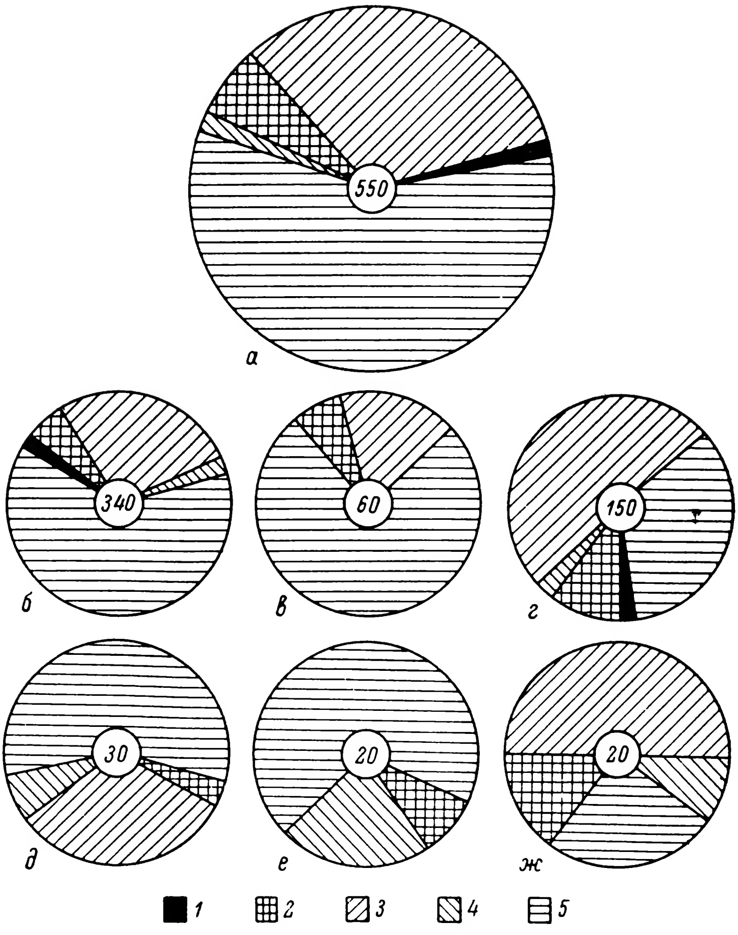


Рис. 2. Географические спектры флоры Абаканской степи.

Типы ареалов: *1* — космополитический, *2* — голарктический, *3* — евразийский, *4* — североамерикано-азиатский, *5* — азиатский.

Спектры: *а* — общий спектр, *б* — настоящие степи, *в* — опустыненные степи, *г* — луговые степи; доминанты ассоциаций: *д* — настоящих степей, *е* — опустыненных степей, *ж* — луговых степей. *Цифры в центре* спектрограмм — количество видов во флоре.

бири (0.85—0.87). Однако обращает на себя внимание еще более близкая связь степной флоры Алтая с флорами Тувы (0.91) и байкальской Сибири (0.88). По родовым спектрам приенисейские степи наиболее близки к степям Тувы (0.82). Степи байкальской Сибири особенно близки к степям Алтая (0.90) и Тувы (0.81). На основании показателей корреляции

ТАБЛИЦА 8

Показатели корреляции рангов ведущих семейств и родов во флорах степей южной Сибири (по количеству видов)

Степи	Приенисейские	Тувинские	Алтайские	Байкальской Сибири
		Корреляция рангов семейств		
Приенисейские		0.87	0.86	0.85
Тувинские	0.82		0.91	0.87
Алтайские	0.75	0.79		0.88
Байкальской Сибири	0.75	0.81	0.90	
		Корреляция рангов родов		

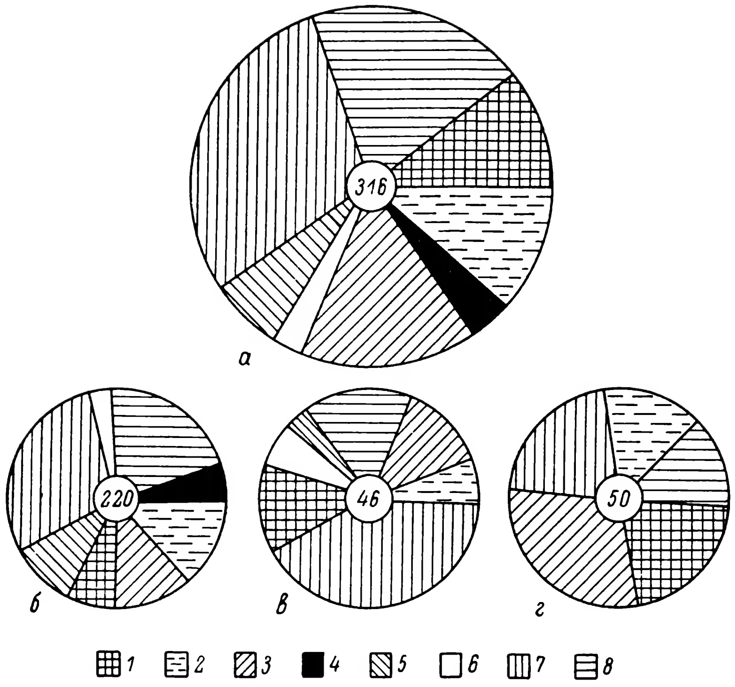


Рис. 3. Подтипы ареалов азиатских видов во флоре Абаканской степи.

1 — североазиатский, *2* — центральноазиатский, *3* — восточносибирско-манчжурский, *4* — среднеазиатский, *5* — восточносибирский, *6* — западносибирский, *7* — монголо-сибирский, *8* — южносибирский.

Спектры: *а* — общий спектр, *б* — настоящие степи, *в* — опустыненные степи, *г* — луговые степи. *Цифры в центре* спектрограмм — число видов во флоре.

рангов ведущих семейств и родов можно предполагать, что сравниваемые флоры степей длительное время были связаны общим генезисом, но приенисейские степи оказались изолированными несколько раньше, в то время как между степями Алтая, Тувы и байкальской Сибири еще продолжался флористический обмен.

Географический анализ

Для проведения географического анализа была избрана флора Абаканской степи как наиболее богатая и типичная из приенисейских степных флор.

Эта флора характеризуется следующим географическим спектром (рис. 2). Большинство видов ее (75%) имеет ареалы, не выходящие за пределы Азии. Около 20% составляют виды евразийского распространения. Особенно велика роль азиатских видов во флоре настоящих и опустыненных степей. Луговые степи существенно отличаются по географическому спектру флоры — наибольший удельный вес имеют евразийские виды. Определенная закономерность прослеживается и в географизме доминантов. 57% доминантов ассоциаций настоящих степей и 80% опустыненных степей являются видами, не выходящими за пределы Азии. В группе доминантов ассоциаций луговых степей 50% составляют евразийские виды (табл. 9, рис. 2).

Дифференцированный анализ группы видов азиатского распространения во флоре Абаканской степи (рис. 3) показывает, что наибольший удельный вес в этой группе имеют монголо-сибирские и южносибирские виды при значительном участии центральноазиатских и восточносибирских видов. Таково же соотношение подтипов ареалов у азиатских видов во флоре настоящих степей. В опустыненных степях возрастает роль

ТАБЛИЦА 9

Типы ареалов доминантов в островных степях приенисейской Сибири

Вид	Тип ареала			
	голарктический	евразийский	североамерикано-азиатский	азиатский
Настоящие степи				
Agropyron cristatum (L.) Beauv.*				+
Artemisia frigida Willd.			+	
A. glauca Pall.			+	
A. sericea Web.		+		
Caragana pygmaea (L.) DC.				+
Carex duriuscula C. A. Mey.				+
C. supina Wahl.		+		
Convolvulus ammanii Desr.		+		
Festuca jenisseensis Reverd.				+
F. sibirica Hack.				+
F. pseudovina Hack.		+		
F. valesiaca Schleich.		+		
Helictotrichon desertorum (Less.) Nevski		+		
Heteropappus altaicus (Willd.) Novopokr.				+
Koeleria cristata (L.) Pers.	+			
Leymus ramosus (Trin.) Tzvel.		+		
Oxytropis intermedia Bunge				+
Poa attenuata Trin.				+
P. relaxa Ovcz.				+
Potentilla acaulis L.				+
P. bifurca L.				+
Pulsatilla multifida (Pritz.) Juz.				+
P. turczaninovii Kryl. et Serg.				+
Saussurea salicifolia (L.) DC.				+
Pseudolisimachion incanum (L.) Golub		+		
Stipa capillata L.		+		
S. orientalis Trin.				+
S. pennata L.		+		
Thermopsis lanceolata R. Br.				+
Thymus mongolicus (Ronn.) Ronn.				+
Опустыненные степи				
Agropyron cristatum				+
Alyssum lenense Adams				+
A. obovatum (C. A. Mey.) Turcz.				+
Artemisia frigida			+	
Astragalus versicolor Pall.				+
Caragana pygmaea (L.) DC.				+
Chamaerhodos erecta (L.) Bunge				+
Dracocephalum discolor Bunge				+
D. peregrinum L.				+
Eritrichium jenisseense Turcz.				+
Eurotia ceratoides (L.) C. A. Mey.			+	
Hedysarum microphyllum Turcz.				+
Kochia prostrata Schrad.			+	
Koeleria cristata	+			
Oxytropis oxyphylla (Pall.) DC.				+
Panzeria lanata (L.) Bunge				+
Potentilla sericea L.				+
Silene jenisseensis Willd.				+
Stipa decipiens P. Smirn.				+
Thymus mongolicus				+
Луговые степи				
Artemisia glauca			+	
A. latifolia Ledeb.		+		
A. tanacetifolia L.			+	

---

* Названия видов приводятся в основном по «Флоре СССР» с дополнениями и изменениями по С. К. Черепанову (1973), отчасти по монографии «Растения центральной Азии» и «Флорам» Сибири.

ТАБЛИЦА 9 (*продолжение*)

Вид	Тип ареала			
	голарктический	евразийский	северо-американо-азиатский	азиатский
Avenochloa schelliana (Hack.) Holub		+		
Bupleurum multinerve DC.				+
Carex pediformis C. A. Mey.		+		
Festuca pseudovina		+		
Iris ruthenica Ker-Gawl.				+
Galium verum L.	+			
Koeleria cristata	+			
Libanotis intermedia Rupr.		+		
Onobrychis arenaria (Kit.) DC.		+		
Poa angustifolia L.		+		
Phleum phleoides (L.) Karst.		+		
Pulsatilla multifida				+
Sanguisorba officinalis L.	+			
Schizonepeta multifida (L.) Briq.				+
Stipa pennata		+		
Thalictrum petaloideum L.				+
Zerna inermis (Leyss.) Lindm.		+		

ТАБЛИЦА 10

Соотношение подтипов ареалов азиатского типа у доминантов островных степей приенисейской Сибири

Виды	Подтип ареала		
	центрально-азиатский	монголо-сибирский	южносибирский
Настоящие степи			
Agropyron cristatum	+		
Caragana pygmaea		+	
Carex duriuscula		+	
Festuca jenisseensis		+	
F. sibirica		+	
Heteropappus altaicus		+	
Oxytropis intermedia		+	
Poa attenuata	+		
P. relaxa	+		
Potentilla acaulis	+		
P. bifurca		+	
Pulsatilla multifida		+	
P. turczaninovii	+		
Saussurea salicifolia		+	
Stipa orientalis	+		
Thermopsis lanceolata	+		
Thymus mongolicus	+		
Опустыненные степи			
Agropyron cristatum	+		
Alyssum lenense		+	
A. obovatum		+	
Astragalus versicolor		+	
Caragana pygmaea		+	
Chamaerhodos erecta		+	
Dracocephalum discolor		+	
D. peregrinum		+	
Eritrichium jenisseense			+
Hedysarum microphyllum			+
Oxytropis oxyphylla			+
Panzeria lanata			+
Potentilla sericea		+	
Silene jenisseensis		+	
Stipa decipiens		+	
Thymus mongolicus		+	

монголо-сибирских видов. Во флоре луговых степей более 50% составляют восточносибирско-манчжурские и североазиатские виды.

Доминанты настоящих степей почти полностью относятся к подтипам центральноазиатских и монголо-сибирских видов, а опустыненных степей — к подтипам монголо-сибирских и южносибирских видов (табл. 10).

Во флоре приенисейских островных лесостепей по сравнению с островными степями резко возрастает роль евразийских видов. В качестве примера можно привести географический спектр флоры степных ценозов Красноярской лесостепи (рис. 4). В группе видов азиатского распространения здесь преобладают монголо-сибирские и южносибирские виды.

При сопоставлении географических и эколого-географических групп во флоре островных приенисейских степей выясняется, что 60% равнинно-степных видов и 80% горно-степных распространены в пределах Азии и являются в основном монголо-сибирскими, центральноазиатскими и южносибирскими.

Опубликованные палеоботанические данные по южной части приенисейской Сибири дают некоторое представление об истории формирования степной растительности на этой территории.

В отложениях миоцена в нижнем Приангарье (Боголепов, 1965) доминируют береза, осина, сосна и травянистые формы, позволяющие предполагать прогрессирующую аридизацию климата. На основе анализа спорово-пыльцевых спектров из бассейна Ангары М. П. Гричук (1955) пришла к выводу, что в конце плиоцена здесь наряду с лесной растительностью существовали горные степи. Периоды расширения степей чередовались с периодами распространения хвойно-лиственных лесов, включающих элементы тургайской флоры (Боголепов, 1955, 1965).

В спорово-пыльцевых спектрах из отложений плиоцена в Минусинском районе на левобережье Енисея (д. Солонцы) обнаружено повышенное содержание пыльцы травянистых ксерофитов, выявлены спектры, свидетельствующие о развитии степей на обширных пространствах (Горшков, Рыбакова, 1961; Зубаков, 1965; Пуминов, 1966).

Спорово-пыльцевые исследования отложений позднего эоплейстоцена (верхние слои Худоноговской террасы Енисея) указывают на формирование на этой территории ландшафта, сходного с лесотундрой, и свидетельствуют о прогрессирующем похолодании (Зубаков, 1965).

Учитывая палеоботанические данные и основываясь на анализе ареалов видов, их генетических связей, приуроченности к определенным местообитаниям, роли в современной растительности, мы критически пересмотрели и дополнили опубликованные материалы о реликтах во

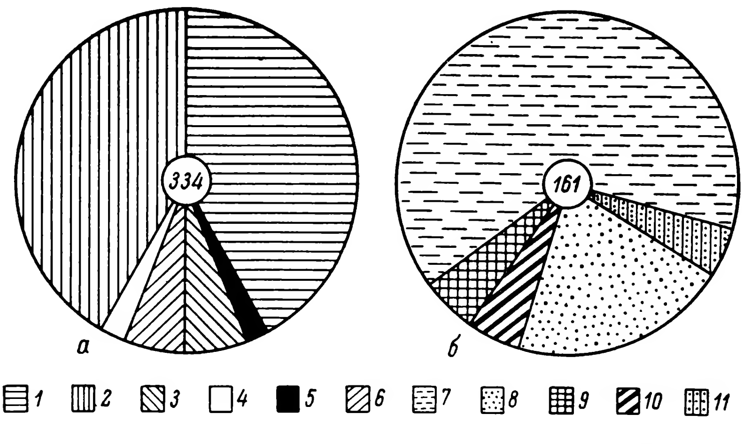


Рис. 4. Географический спектр флоры степей Красноярской лесостепи.

а — типы ареалов (*1* — азиатский, *2* — евразийский, *3* — голарктический, *4* — европейский, *5* — космополитический, *6* — североамерикано-азиатский); *б* — подтипы азиатского типа (*7* — монголо-сибирский, *8* — южносибирский, *9* — центральноазиатский, *10* — среднеазиатский, *11* — восточно-сибирско-манчжурский).

Цифры в центре спектрограмм — число видов во флоре.

флоре приенисейских степей (Ревердатто, 1934; Соболевская, 1941, 1946б; Положий, 1964; Положий, Мальцева, 1970).

Во флоре приенисейских степей установлены две группы реликтов: I. Миоцен-плиоценовые и II. Плейстоценовые.

I. Миоцен-плиоценовые реликты — виды, сохранившиеся в приенисейских степях от флор, существовавших на юге приенисейской Сибири в конце третичного времени. К этой группе представляется возможным отнести некоторые редкие в современной флоре приенисейских степей виды, встречающиеся в малом обилии на южных каменистых склонах, на останцах древних пенепленов, на древних (третичного возраста) террасах Енисея с выходами докембрийских и юрских известняков (Кириллов, 1970), иногда на засоленных почвах. На юге Сибири они имеют изолированные местонахождения, в то время как основной ареал их (или генетически близких видов) находится в Восточной Азии, Центральной или Средней Азии, реже — в Европе или Северной Америке. Наблюдения показывают, что виды этой группы недостаточно приспособлены к современным суровым климатическим условиям приенисейской Сибири, слабо возобновляются, плохо переносят конкуренцию других видов и сокращают свое распространение.

По эколого-географической приуроченности в пределах всего ареала миоцен-плиоценовые реликты могут быть подразделены на подгруппы.

Лесные: *Carex oederi* Retz., *Cruciata krylovii* (Iljin) Pobed., *Leibnitzia anandria* (L.) Turcz., *Melica altissima* L., *M. transsilvanica* Schur, *Menispermum dauricum* DC., *Viola elatior* Fries.

Степные: *Caragana bungei* Ledeb., *Cleistogenes kitagawae* Honda, *Cymbaria daurica* L., *Gueldenstaedtia verna* (Georgi) Boriss., *Lotus krylovii* Schischk. et Serg., *Oxytropis includens* N. Basil., *O. tragacanthoides* Fisch., *Phlox sibirica* L.

Пустынно-степные: *Halogeton glomeratus* (Bieb.) C. A. Mey., *Kalidium foliatum* (Pall) Moq., *Nitraria sibirica* Pall.

II. Плейстоценовые (ледниковые) реликты — это виды, сохранившиеся в современной флоре приенисейских степей от ледниковых эпох плейстоцена. По происхождению реликты этой группы подразделяются на гляциальные, или собственно ледниковые, и перигляциальные.

Гляциальные реликты (сниженные альпийцы) в приенисейских степях имеют изолированные местонахождения, в то время как основной ареал их находится только в высокогорьях или в высокогорьях и Арктике. К этой группе отнесены *Astragalus alpinus* L., *Androsace incana* Lam., *Aulacospermum anomalum* Ledeb., *Calamagrostis macilenta* (Griseb.) Litv., *Cotoneaster uniflora* Bunge, *Draba hirta* L., *Dryas octopetala* L. var. *oxyodonta* (Juz.) Hult., *Gentiana decumbens* L., *Minuartia verna* (L.) Hiern, *Oxytropis eriocarpa* Bunge, *Papaver nudicaule* L., *Patrinia sibirica* (L.) Juss., *Pedicularis tristis* L., *Poa daurica* Trin., *P. tibetica* Munro, *Potentilla nivea* L., *Pulsatilla bungeana* C. A. Mey.

Перигляциальные (перигляциально-степные) реликты впервые описаны в приенисейских степях В. В. Ревердатто. Перигляциально-степными реликтами он называет виды, которые, как можно судить по их ареалам и генетическим связям, обособились от высокогорных или арктических предковых форм и сформировались в условиях криоксеротического климата на приледниковых пространствах.

Анализ генетических связей флоры приенисейских степей дает основание предполагать, что группа видов, зародившихся на перигляциальных пространствах, в современной флоре довольно велика. Однако виды этой группы разнообразны по своим экологическим особенностям и играют различную роль во флоре и растительности островных приенисейских степей.

Значительную часть в этой группе составляют виды, хорошо приспособленные к сухому и холодному климату; они широко распространены, имеют довольно высокое обилие, отдельные из них (*Potentilla sericea*,

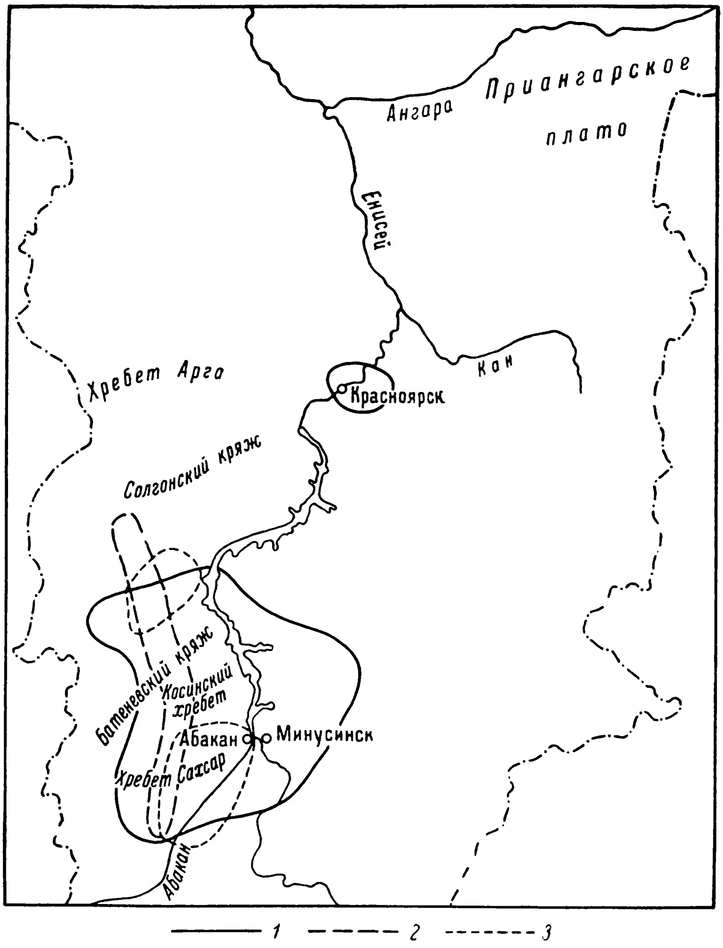


Рис. 5. Ареалы эндемичных видов.

1 — *Poa krylovii*, 2 — *Scrophularia multicaulis*, 3 — *Oxytropis includens*.

Chamaerhodos erecta) относятся даже к доминантам степных ценозов. Нет оснований относить эти виды к числу реликтов. Но часть видов перигляциального происхождения отличается признаками, свойственными реликтам: они являются редкими растениями, строго приуроченными к определенным местообитаниям, слабо возобновляются, имеют малое обилие, сокращают ареал.

К перигляциальным реликтам мы считаем возможным отнести *Androsace dasyphylla* Bunge, *Betula sacsarensis* Polozh. et Maltz., *Carex melananthaeformis* Litv., *Potentilla arenosa* (Turcz.) Juz., *Pulsatilla ambigua* Turcz., *P. tenuiloba* (Turcz.) Juz., *Scutellaria supina* L., *Sibbaldianthe adpressa* (Bunge) Juz., *Stellaria cherleriae* (Fisch.) Williams.

Одним из основных показателей своеобразия флор является их эндемизм. Из приенисейских степей описано значительное количество эндемичных видов, но инвентаризация и анализ этой группы до настоящего времени не были проведены.

По нашим данным, в приенисейских степях насчитывается 20 эндемичных видов (рис. 5 и 6):[1] *Adenophora rupestris* Reverd., *Artemisia martjanovii* Krasch., *Astragalus ionae* Palib., *A. palibinii* Polozh., *Betula sacsarensis*, *Calamagrostis koibalensis* Reverd., *Eritrichium jenisseense* Turcz.,

---

[1] Установить точно количество эндемичных видов в приенисейских степях трудно в связи с тем, что вопрос о видовой самостоятельности некоторых эндемов окончательно не решен.

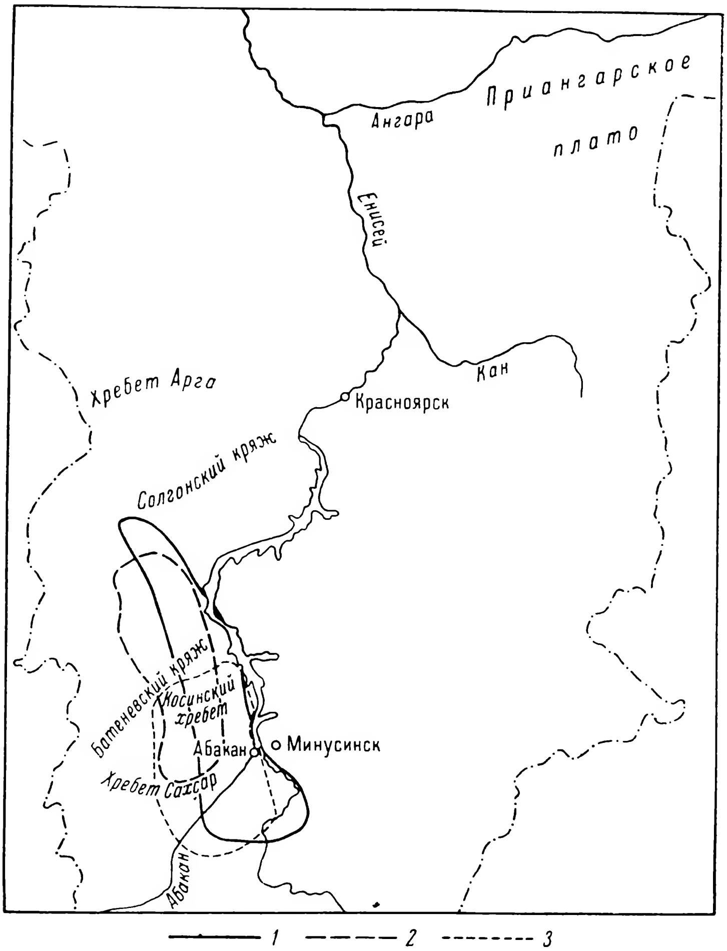


Рис. 6. Ареалы эндемичных видов.

1 — *Potentilla elegantissima*, *2* — *Adenophora rupestris*, *3* — *Oxytropis ammophila*.

Hedysarum minussinense B. Fedtsch., *Koeleria thonii* Domin, *Oxytropis ammophila* Turcz., *O. bracteata* N. Basil., *O. chakassiensis* Polozh., *O. includens*, *O. nuda* N. Basil., *Poa krylovii* Reverd., *Potentilla elegantissima* Polozh., *P. martjanovii* Polozh., *Scrophularia multicaulis* Turcz., *Thymus krylovii* Byczennikova, *Th. minussinensis* Serg.

Эндемичные виды во флоре приенисейских степей составляют 3.4% от их общего количества. Наибольшее число эндемов сосредоточено в Абаканской степи (все 20 видов).

Эндемы приенисейских степей, как показывают эколого-морфологический анализ и выявление их роли в современной растительности, имеют в основном молодой, плейстоценово-голоценовый возраст. Относительно древними видами миоцен-плиоценового возраста являются, видимо, лишь отдельные эндемы (например *Oxytropis includens*).

Во флоре приенисейских степей отмечено значительное количество субэндемов (38 видов). По характеру ареалов они могут быть подразделены на алтае-тувино-хакасско-монгольские, дауро-хакасско-монгольские, алтае-хакасско-монгольские, дауро-хакасско-тувинские, тувино-хакасско-алтайские, хакасско-алтайские, хакасско-тувинские. Ареалы субэндемов подтверждают тесную связь приенисейской степной флоры с флорами степей Тувы, Алтая и байкальской Сибири.

Результаты проведенных исследований характеризуют основные черты генезиса флоры на юге приенисейской Сибири. Современные островные приенисейские степные флоры, видимо, представляют собой фрагменты

2*

единой флоры, которая была связана общим генезисом, начиная с миоцен-плиоцена и в течение большей части или даже всего плейстоцена.

Развитие степной флоры в приенисейской Сибири проходило на протяжении длительного времени в тесной связи со степными флорами Алтая (главным образом юго-восточного) и байкальской Сибири. Степи, находящиеся в верховьях Енисея (на территории современной Тувы), составляли единое целое с ныне изолированными более северными приенисейскими степями.

Развитие этой южносибирской степной флоры проходило под непосредственным влиянием степных и пустынно-степных флор Центральной Азии и особенно Монголии. Участие восточноазиатских (манчжурских), так же как и древнесредиземноморских элементов, прослеживается при анализе реликтов только на ранних этапах формирования флоры в приенисейской Сибири — до плиоцена включительно.

На основе изучения распространения степных видов (путем точечного картирования местонахождений) в приенисейской Сибири можно предполагать, что миграция центральноазиатских и монгольских элементов с юга на север проходила главным образом по дреним пенепленам южной Сибири, и лишь отчасти по долине Енисея. Начиная с конца плиоцена, и главным образом в плейстоцене, степная флора в приенисейской Сибири развивалась в значительной степени автохтонно. Территория, занятая в настоящее время Абаканской степью, служила основным центром видообразования.

Территории, покрытые степями и лесостепями, в приенисейской Сибири достигали в верхнем плейстоцене широты р. Подкаменной Тунгуски, что подтверждается не только исследованием степных элементов в долине Енисея, но и палеоботаническими данными (Нащокин, 1963). Начавшееся в среднем и продолжавшееся в верхнем голоцене наступление лесной растительности на степи (Нащокин, 1963) привело к сокращению пространства, занятого в приенисейской Сибири степью. От единого обширного степного пространства остались отдельные острова. Флоры этих степных островов в настоящее время не связаны ни между собой, ни с другими степными флорами и развиваются автохтонно.

Флоры приенисейских степей представляют не только теоретический интерес. Как показывают исследования ресурсоведов, такие флоры, имеющие сложную историю развития и подвергавшиеся влиянию разнообразных условий, включающие элементы разной экологической природы, наиболее перспективны для выявления новых источников сырья и отбора материала для интродукции.

ЛИТЕРАТУРА

Боголепов К. В. (1955). К вопросу об этапах развития третичной растительности в приангарской части Енисейского кряжа. ДАН СССР, 100, 5. — Боголепов К. В. (1965). К истории развития третичной растительности в нижнем Приангарье. Бот. ж., 50, 11. — Горшков С. П., Н. О. Рыбакова. (1961). О составе и возрасте эоплейстоценовых отложений Красноярского района. ДАН СССР, 141, 3. — Гричук М. П. (1955). К истории растительности в бассейне Ангары. ДАН СССР, 102, 2. — Зубаков В. А. (1965). Плейстоценовые отложения долины р. Енисея на участке Красноярск—устье р. Ангары. В кн.: Четвертичный период и его история. М. — Кириллов М. В. (1970). В кн.: География Красноярского края и история развития его природы. Красноярск. — Куминова А. В. (1960). Растительный покров Алтая. — Малышев Л. И. (1972). Флористические спектры Советского Союза. В кн.: История флоры и растительности Евразии, Л. — Нащокин В. Д. (1963). История растительности Красноярского края в антропогене. В кн.: Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск. — Пешкова Г. А. (1972). Степная флора Байкальской Сибири. — Положий А. В. (1964). Реликтовые и эндемичные виды бобовых во флоре Средней Сибири в аспекте ее послетретичной истории. Изв. СО АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 4, 1. — Положий А. В. (1965). Эколого-географический анализ семейства бобовых во флоре Средней Сибири. Уч. зап. Томск. унив., 51. — Положий А. В. (1972). К познанию истории развития современных флор в приенисейской Сибири. В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л. — Положий А. В., А. Т. Мальцева. (1970). Еще один рефугиум ледниковых реликтов на юге приенисейской Сибири. Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 5, 1. — Пуминов А. И. (1966). К истории долины р. Енисея на участке Минусинского прогиба в кайнозое. В кн.: Четвертичный период Сибири. М. — Ребристая О. В., В. Т. Шмидт. (1972). Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции. Бот. ж., 57, 11. — Ревердатто В. В. (1934). Ледниковые реликты во флоре Хакасских степей. Тр. Томск. унив., 86. — Ревердатто В. В. (1940). Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири. Сов. бот., 2. — Ревердатто В. В. (1947). О флористическом составе некоторых ассоциаций Хакасских степей. Изв. Зап.-Сиб. ФАН СССР, сер. биол., 2, 1. — Ревердатто В. В. (1957). Опустыненные степи Хакассии. Тр. Томск. унив., 147, сер. географ. — Ревердатто В. В. (1959). Луговые степи Хакассии. Изв. Томск. отд. ВБО, 4. — Соболевская К. А. (1941). Реликтовые ассоциации ледниковой эпохи в Хакассии. Изв. Всес. геогр. общ., 73, 3. — Соболевская К. А. (1946а). Географические элементы осоковых Средней Сибири. Изв. Зап.-Сиб. ФАН СССР, сер. биол., 1. — Соболевская К. А. (1946б). К вопросу о реликтовой флоре восточных склонов Кузнецкого Алатау и Хакасских степей. Изв. Зап.-Сиб. ФАН СССР, сер. биол., 1. — Толмачев А. И. (1941). О количественной характеристике флор и флористических областей. Тр. Северн. базы АН СССР, 8. — Толмачев А. И. (1970). О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара. Вестн. ЛГУ, 15, сер. биол., 3. — Черепнин Л. М. (1957). Особенности флоры юга Красноярского края. В кн.: Уч. зап. Красноярск. пед. инст., 10. — Kendall M. G. (1948). Rank correlation methods.

Томский государственный университет,
Гербарий им. П. Н. Крылова.

Получено 23 V 1974.

SUMMARY

A comparative analysis of systematic structure (using methods of coefficients system of Kendall class correlation) of insular and steppe flora of Jenisei Region as a whole with the steppe flora of Tuva, Altai and Baical areas of Siberia was carried out.

On the basis of analysis of the areas in question the geographical spectrum of Jenisei steppe flora has been shown, the relict and endems have been distinguished.

As a result of the investigation there is ground to assume that the flora of the present Jenisei island steppes of Siberia are the fragments of single flora, connected by the common genesis with the steppe flora of Tuva, Altai and Baical areas of Siberia from pleocen to the end of pleistocen. From the first days of holocen, in connection only individual islands out of thesingle steppe area have remained in the South of Jenisei Region. Since that time the flora of these Jenisei island steppes has been developing only authochthonically.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 581.176 : 578.6

В. Н. Филиппенко

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭПОКСИДНЫХ СМОЛ В СВЕТОВОЙ МИКРОСКОПИИ ДЛЯ ЗАЛИВКИ ВАКУОЛИЗИРОВАННЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ

V. N. FILIPPENKO. APPLICATION OF THE EPOXY RESINS IN LIGHT MICROSCOPY FOR EMBEDDING OF THE VACUOLARE PLANT TISSUES

Изучена возможность применения эпоксидных смол в качестве заливочных сред для световой микроскопии вакуолизированных растительных клеток, так как при использовании стандартного метода заключения в парафин структура и форма таких клеток подвергаются значительным нарушениям. Показано, что использование фиксации в $KMnO_4$ или двойной фиксации в глутаральдегиде и $KMnO_4$ с последующим заключением в эпон или дуркупаны обеспечивает хорошую сохранность структуры вакуолизированных клеток. Срезы толщиной 4—8 мкм довольно больших участков тканей и даже органов (в частности кончиков корней) получали путем резки стеклянными ножами с помощью пиромитома LKB 11 800. Настоящий метод позволяет исключить ряд операций, необходимых при использовании других методов, и может быть рекомендован для широкого круга анатомических и морфометрических исследований.

При изучении различных тканей растений и животных с помощью световой микроскопии для получения срезов обычно используют стандартный гистологический метод заключения фиксированного материала в парафин. Однако при использовании парафина получение хороших срезов вакуолизированных растительных клеток, у которых вакуоли занимают большую часть клеточного объема, затруднено. Вследствие плохой пропитки, т. е. неполного замещения парафином содержимого вакуолей, а иногда уже в ходе фиксации происходят сжатие или разбухание вакуолизированных клеток и как результат этого — разрушение их при резке на микротоме.

После того как для электронной микроскопии в качестве заливочных сред при получении ультратонких срезов начали применять эпоксидные смолы (эпон, аралдит, дуркупаны и другие), преодоление тканевых разрушений, связанных главным образом с разбуханием и сжатием заключенного в среды материала, стало возможным. В последнее время расширяется применение эпоксидных смол при получении полутонких и толстых срезов для световой микроскопии главным образом тканей животных (см. обзор Гайера, 1974). Расширение сферы использования метода заливки биологических объектов в эпоксидные смолы, несомненно, обусловлено рядом преимуществ: во-первых, сведение до минимума повреждения тканей при заливке; во-вторых, возможность использования материала, заключенного в эпоксидные смолы, одновременно для светооптических, электронномикроскопических и гистохимических исследований. В то же время следует отметить пока немногочисленные случаи использования эпоксидных смол для заливки растительных объектов (Feder, O'Brien, 1968; Cutter, Feldman, 1970), хотя именно для растительных тканей проблема преодоления разрушения вакуолизированных клеток является наиболее острой.

В настоящей работе изучена возможность применения в световой микроскопии различных фиксаторов и эпоксидных смол для получения хороших срезов вакуолизированных растительных тканей.

Материалы и методы

В качестве материала использовали корни двух- и трехдневных проростков пшеницы *Triticum vulgare* сорта Краснозерная и кукурузы *Zea mays* сорта Одесская-10, выращенных в чашках Петри, в темноте, при температуре 27°. Для фиксации и последующей обработки от первичных корней проростков отрезали кончики длиной 5—10 мм, включающие как меристематические, так и дифференцированные, вакуолизированные клетки, или вырезали отрезки корней длиной 3 мм с вакуолизированными клетками из зоны корневых волосков. Исследуемый материал перед заливкой в эпоксидные смолы фиксировали различными методами: по Бродскому, Навашину, Карнуа, Чемберлену; в нейтральном формалине по Бейкеру; в 2% $KMnO_4$ на фосфатном и веронал-ацетатном буферах; в нейтральном формалине с постфиксацией в 2% $KMnO_4$ на фосфатном буфере; в 2.5% глутаральдегиде на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.2—7.4) и на 0.1 М какодилатном буфере (pH 7.2—7.4); в 2% OsO_4 на фосфатном и какодилатном буферах; в 2.5% глутаральдегиде на фосфатном буфере с постфиксацией в 2% $KMnO_4$ на фосфатном и веронал-ацетатном буферах; в формалин-глутаровой смеси по Карновскому с постфиксацией в 2% $KMnO_4$ на фосфатном буфере. Для ряда фиксаторов варьировали также продолжительность фиксации. С целью сравнения материал, фиксированный по Бродскому, Навашину, Карнуа, в 2% $KMnO_4$ на фосфатном и веронал-ацетатном буферах, заключали в парафин.

Наилучшую сохранность при последующей заливке в эпоксидные смолы как вакуолизированных, так и меристематических клеток обеспечивала фиксация в глутаральдегиде с постфиксацией в $KMnO_4$. Хорошая сохранность вакуолизированных клеток наблюдается и при использовании перманганата калия. Поэтому целесообразно дать подробное описание схемы обработки материала с применением этих методов фиксации.

Обработка материала осуществляется по следующей схеме:

1а) Фиксация в 2% растворе $KMnO_4$ на 0.1М фосфатном буфере (pH 7.2—7.4) или в 2% растворе $KMnO_4$ на веронал-ацетатном буфере (pH 7.7—7.8) по методу Лафта (Luft, 1956).

Состав фиксирующей смеси

4 мл раствора 2.88 г веронала натрия, 1.15 г безводного ацетата натрия, или 1.91 г кристаллического ацетата натрия, и доведение объема до 100 мл дистиллированной водой;

4.4 мл 0.1N раствора HCl;

12.0 мл 3.3% раствора $KMnO_4$.

Продолжительность фиксации — 2—3 часа при комнатной температуре.

1б) Фиксация в 2.5% растворе глутаральдегида на 0.1М фосфатном буфере (pH 7.2—7.4) в течение 2—3 час. при комнатной температуре с постфиксацией в 2% растворе $KMnO_4$ на фосфатном буфере или веронал-ацетатном буфере в течение 2 час. при комнатной температуре. После глутаральдегида материал тщательно отмывается в нескольких сменах соответствующего буфера не менее 30 мин.

Для улучшения фиксации материал предварительно можно инфильтрировать соответствующим буфером с помощью медицинского шприца или сразу же фиксирующей смесью с помощью насоса Комовского.

2) Промывка фиксированного материала при нескольких сменах соответствующего буфера или 25% раствора этанола в течение 30—60 мин.

3) Обезвоживание материала в этиловом спирте при комнатной температуре: 25% этанол — 30 мин., 50% этанол — 30 мин., 70% этанол — 30 мин. (можно оставить на длительное хранение), 90% этанол — 1 час,

96% этанол — 1 час (2 смены по 30 мин.), абс. этанол — 1 час (2 смены по 30 мин.).

4) Пропитка обезвоженного материала. Она осуществлялась по модифицированному нами методу (Luft, 1961): абс. этанол/абс. ацетон (1 : 1) — 30 мин., абс. ацетон — 30 мин. (2 смены по 15 мин.), абс. ацетон/эпоксидная смесь (3 : 1) — 2 часа, абс. ацетон/эпоксидная смесь (1 : 1) — 2 часа, абс. ацетон/эпоксидная смесь — оставляли на ночь.

5) Заливка материала в эпон или дуркупаны.

Заливку в эпон осуществляли по методу Лафта (Luft, 1961) с некоторыми изменениями:

а) состав эпоновой смеси (в мл): Epon 812—18; DDSA — 12; MNA — 9.6; DMP — 30 — 0.6—0.8;

б) состав дуркупановой смеси (в мл): Durcupan AM — 15; Durcupan B — 15; Durcupan C — 1.2; Durcupan D (дибутилфталат) — 0.6—0.9.

Материал заливали в плоские чашечки, сделанные из алюминиевой фольги.

6) Полимеризация смол:

а) для эпоновой смеси: при 37° — 24 часа, при 45° — 24 часа, при 60° — 24—48 час.;

б) для дуркупановой смеси: при 37° — 24 часа, при 60° — 48 час.

7) Резка материала, заключенного в эпоксидные смолы, и получение постоянных препаратов.

Кончики или отрезки корней, заключенные в эпон или дуркупаны, резали стеклянными ножами на пиромитоме LKB 11 800. Полученные срезы в диапазоне толщины 4—8 мкм собирали препаровальной иглой на чистое предметное стекло в каплю 10% раствора ацетона (можно использовать 10% раствор этанола, водный раствор альбумина на глицерине или просто дистиллированную воду). Срезы сначала расправляли препаровальными иглами, а затем для окончательного расправления и сушки помещали на препаровальный столик, нагреваемый до температуры 80°, на 20—30 мин. Высушенные срезы заключали в эпоновую или дуркупановую смеси и переносили для полимеризации смол на 1 сутки в термостат при 60°. После завершения полимеризации постоянные препараты готовы для изучения в световом микроскопе.

Результаты и обсуждение

Как было отмечено ранее, наилучшая сохранность меристематических и вакуолизированных клеток наблюдается при заключении в эпон и дуркупаны материала, фиксированного в глутаральдегиде с постфиксацией в $KMnO_4$. Хорошую сохранность структуры вакуолизированных клеток в сочетании с последующей заливкой в эпоксидные смолы обеспечивает фиксация в $KMnO_4$ на фосфатном и веронал-ацетатном буферах. Удовлетворительные результаты при заливке в эпон и дуркупаны отмечены при фиксации в нейтральном формалине и формалин-глутаровой смеси с постфиксацией в $KMnO_4$. При заключении материала, фиксированного перманганатом калия или фиксаторами Бродского, Навашина, Карнуа, в парафин структура и форма вакуолизированных клеток подвергаются значительным изменениям.

На рисунке (см. вклейку) для сравнения представлены фотографии срезов проростков пшеницы и кукурузы, полученные после заключения их в парафин (см. рисунок, *1*) и в эпоксидные смолы (см. рисунок, *2*—*4*). В первичном строении корня выделяют три зоны роста. На апексе корня, прикрытом корневым чехликом, располагается зона меристемы, включающая делящиеся клетки с плотной цитоплазмой, которые не имеют развитых вакуолей. Далее в направлении основания корня следуют зона растяжения и зона дифференциации (или зона корневых волосков). Процессы растяжения и дифференциации клеток тканей корня сопровождаются прогрессирующей вакуолизацией. Поэтому клетки, расположенные в зонах растяжения и дифференциации, обладают большими центральными вакуолями. Вакуоли могут занимать бóльшую часть клеточного объема, а цитоплазма располагается узким слоем вдоль клеточных оболочек. На срезах кончиков корней, фиксированных в глутаральдегиде с постфиксацией в $KMnO_4$ (см. рисунок, *4*) или только в $KMnO_4$ (см. рисунок, *2*, *3*) и заключенных в эпоксидные смолы, отсутствуют какие-либо значительные изменения структуры как меристематических, так и дифференцированных вакуолизированных клеток корня. На срезах, которые обычно получаются после заключения кончиков корней в парафин, хорошо сохраняются меристематические клетки с плотной цитоплазмой. В растягивающихся клетках корня, в которых начинается формирование центральных вакуолей (см. рисунок, *1*), наблюдаются изменения формы, появление разрывов, которые могут происходить в процессе фиксации и усиливаются ввиду плохой пропитки, т. е. неполного замещения содержимого вакуолей парафином.

На основании полученных данных можно заключить, что для сохранения нормальной структуры и формы клеток большое значение имеет выбор фиксатора: его состав, pH и осмотические свойства. Использование перманганата калия в качестве фиксатора, а также двойной фиксации с $KMnO_4$ обеспечивает хорошую сохранность вакуолизированных клеток при заливке в эпоксидные смолы.

Перманганат калия уже давно используется как фиксатор для световой (Schmidt, 1936) и электронной (Luft, 1956; Mollenhauer, 1959) микроскопии. Использование фиксации в $KMnO_4$ имеет существенные преимущества. Перманганат калия является не только фиксирующим, но одновременно и красящим агентом. Поэтому в процессе фиксации происходит и окрашивание тканей, что позволяет исключить ряд последующих операций, необходимых при окрашивании срезов после использования других фиксирующих смесей. На срезах тканей, фиксированных в $KMnO_4$ и заключенных в эпоксидные смолы, оболочки клеток приобретают хороший контраст (таблица, *3*). Срезы материала, фиксированного в $KMnO_4$, достаточно заключить в смесь эпоксидных смол или бальзам, и постоянные препараты готовы.

Недостатком фиксации в $KMnO_4$ являются значительные потери различных компонентов клетки (белков, аминокислот, углеводов и др.), что обусловлено процессами их распада и вымывания. Поэтому возможности использования тканей, фиксированных в $KMnO_4$, для последующих гистохимических исследований ограничены. Несмотря на это, предложенный метод получения срезов материала, фиксированного в перманганате калия и заключенного в эпоксидные смолы, может быть успешно использован для широкого круга анатомических и морфометрических исследований.

В заключение автор приносит глубокую благодарность академику И. В. Обреимову и доктору биологических наук В. Б. Иванову за постоянный интерес и помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Гайер Г. (1974). Электронная гистохимия. — Cutter E. G., L. J. Feldman. (1970). Trichoblasts in *Hydrocharis*. I. Origin, differentiation, dimensions and growth. Amer. J. Bot., 57, 2 : 190—201. — Feder N., T. P. O'Brien. (1968). Plant microtechnique : some principles and new methods. Amer. J. Bot., 55, 1 : 123—142. — Luft J. H. (1956). Permanganate — a new fixative for electron microscopy. J. Biophys. Biochem. Cytol., 2, 6 : 799—802. — Luft J. H. (1961). Improvements in epoxy resin embedding methods. J. Biophys. Biochem. Cytol., 9, 2 : 409—414. — Mollenhauer H. P. (1959). Permanganate fixation of plant cells. J. Biophys. Biochem. Cytol., 6, 3 : 431—436. — Schmidt W. J. (1936). Der Einfluß von Kaliumpermanganat aus die Doppelbrechung der Markscheide der Nervenfasern und der Außenglieder der Sehzellen. Z. Zellforsch., 23 : 261—269.

Институт общей
и неорганической химии,
Москва.

Получено 2 X 1975.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.683.2 (574)

В. В. Бочанцева

НОВЫЙ РОД *ASTEROTRICHA* V. BOCZ. (*CRUCIFERAE*) ИЗ КАЗАХСТАНА

V. V. BOCZANTZEVA. NEW GENUS *ASTEROTRICHA* V. BOCZ. (*CRUCIFERAE*) FROM KAZAKHSTAN

В 1842 г. из Восточного Прибалхашья была описана *Farsetia spathulata* Kar. et Kir. В 1915 г. Б. А. Федченко перенес этот вид в род *Fibigia* Medicus. Однако до последнего времени в работах, касающихся флоры Казахстана, его продолжали рассматривать в составе рода *Farsetia* Turra (Буш, 1939; Васильева, 1961; Шерматов, 1974).

Farsetia spathulata Kar. et Kir. принадлежит к трибе *Alysseae* Hayek сем. *Cruciferae* Juss. В сводных работах по этой трибе (Schulz, 1936; Dudley, Cullen, 1965) этот вид не упоминается, но если определять его по ключам, имеющимся в этих сводках, то его следует отнести к роду *Fibigia* Medicus. Вместе с тем внимательное исследование опушения, чашелистиков, лепестков, тычинок, медовых железок, рылец и других особенностей *Farsetia spathulata* Kar. et Kir. показало, что она по ряду весьма существенных признаков хорошо отличается как от родов *Farsetia* Turra и *Fibigia* Medicus, так и от недавно описанного рода *Hormathophylla* Cullen et Dudley. Поэтому *Farsetia spathulata* Kar. et Kir. должна быть выделена в самостоятельный, монотипный род — *Asterotricha* V. Boczantzeva.

Asterotricha V. Boczantzeva gen. nov. (*Cruciferae* Juss., *Alysseae* Hayek). — Suffruticulus 5—15 cm altus, basi ramosissimus, dense stellato-pilosus. Caules floriferi numerosi, simplices, erecti, foliosi. Folia radicalia orbiculari-spathulata, vel late spathulata, in petiolum abrupte angustata, acutata, integerrima, 8—16 mm longa (petiolo 3—4 mm incluso), 4—8 mm lata; caulina oblongo-spathulata vel lineari-spathulata, in petiolum sensim angustata, acutata, integerrima, 10—22 mm longa (petiolo 2 mm incluso), 1.5—5 mm lata. Racemus compactus. Pedicelli 3—7 mm longi, in fructibus 4—18 mm longi. Calyx clausus. Sepala recta, oblonga a lateribus apiceque paleaceo-marginata, pro more rubescenti-violacea, exteriora basi haud saccata, ca 3.8 mm longa, 1.4 mm lata, interiora basi saccata, ca 4 mm longa, 1.8 mm lata. Petala rubescenti-violacea (in sicco), obovata, in unguem sensim attenuata, apice rotundata, ca 6.8 mm longa, 2 mm lata. Filamenta plana utrinque alata, staminum longiorum ca 3.7 mm longa, 0.4 mm lata (alis inclusis), ala una per totam longitudinem filamenti producta, altera vero $^2/_3$ eius tantum attingente, sensim desinente, staminum breviorum ca 3.1 mm longa, 0.6 mm lata (alis inclusis), ala una per totam filamenti longitudinem producta, altera vero ad medium eius sensim desinente. Antherae ovales ca 1 mm longae, 0.5 mm latae, ad trientem partitae. Glandulae nectariferae laterales elongato-triangulares, angulis rotundatis, ad stamen breve quodlibet bina. Siliculae late ellipticae vel suborbiculares, planae, stylo perristente, 5—10 mm longae, 4—7 mm latae, stylo 1—3.5 mm longo, stigmate capitato, valvis extus dense stellato-pilosis, intus vero per totam faciem sat dense vel in parte superiore sparse stellato-pilosis; septo completo, cellulis

parietibus parallelis praeditis, transverse elongatis. Semina in loculo bina, applanata, late elliptica, vel subrotunda, 3—4.5 mm in diam. (ala paleacea annulari lata inclusa). Embryo pleurorrhizus.

Typus generis: **Asterotricha spathulata** (Kar. et Kir.) V. Boczantzeva, comb. nov. — *Farsetia spathulata* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 1 : 149. — *Fibigia spathulata* (Kar. et Kir.) B. Fedtsch. 1915, Раст. Туркест. : 463.

A Farsetia Turra (typus — *F. aegyptia* Turra) foliis radicalibus orbiculari-spathulatis vel late spathulatis acutatis integerrimis, pubescentia stellata, sepalis interioribus basi saccatis, filamentis planis alatis, glandulis nectariferis ad stamen quodlibet breve binis necnon stigmate capitato differt. *A Fibigia* Medicus (typus — *F. clypeata* (L.) Medicus) foliis semper integerrimis, petalis rubescenti-violaceis, filamentis utrinque alatis et glandulis nectariferis ad stamen quodlibet breve binis distinguitur. A *Hormathophylla* Cullen et Dudley (typus — *H. reverchonii* (Degen et Hervier) Cullen et Dudley) calyce clauso, sepalis rectis oblongis, interioribus basi saccatis, petalis rubescenti-violaceis, filamentis planis alatis et fructibus pilosis distat.

Distributio: RSS Kazachstaniae (loca ab oriente lacum Balchasch adjacentia).

ЛИТЕРАТУРА

Буш Н. А. (1939). Род *Farsetia* Turra. Флора СССР, VIII. — Васильева А. Н. (1961). Сем. *Cruciferae* Juss. Флора Казахстана, 4. — Федченко Б. А. (1915). Растительность Туркестана. — Шерматов Г. М. (1974). Род *Farsetia* Turra. Определитель растений Средней Азии, 4. — Dudley T. R., I. Cullen. (1965). Studies in the Old World *Alysseae* Hayek. Feddes Repertorium, 71, 1—3. — Karelin G. et Kirilov I. (1842). Enumeratio plantarum in desertis Songoriae Orientalis et in jugo summarum alpium Alatau anno 1841 collectarum. Bull. Soc. Nat. Moscou, 15. — Schulz O. E. (1936). Fam. *Cruciferae* Juss. In: A. Engler und K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, 2 Auflage, 17 b.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 22 I 1976.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.331.2 : 581.14 [582.947]

О. П. Камелина, М. С. Яковлев

РАЗВИТИЕ ПЫЛЬНИКА И МИКРОГАМЕТОГЕНЕЗ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМ. *DIPSACACEAE* И *MORINACEAE*

O. P. KAMELINA, M. S. YAKOVLEV. THE DEVELOPMENT OF ANTHER AND MICROGAMETOGENESIS IN REPRESENTATIVES OF THE FAMILIES *DIPSACACEAE* AND *MORINACEAE*

Сравнительно-эмбриологическое исследование представителей сем. *Dipsacaceae* (6 видов *Scabiosa*, 3 вида *Knautia*, 3 вида *Cephalaria* и 1 вид *Succisa*) и сем. *Morinaceae* (2 вида *Morina*) показало, что наряду с идентично протекающими процессами при формировании пыльников и пыльцевых зерен, представителям каждого семейства присущи и свои особые черты. Имеется ряд весьма значительных различий между обоими семействами в мужских эмбриональных структурах. Однако наиболее существенными с точки зрения систематического положения таксонов мы считаем такие признаки, как строение стенки зрелого пыльника и тип тапетума.

Продолжая сравнительно-эмбриологическое исследование семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*, мы обратились к изучению процессов развития пыльника и пыльцы у их представителей. Литература, посвященная этим вопросам, для сем. *Dipsacaceae* значительно обширнее, чем по развитию женских гамет. Однако в имеющихся публикациях (Lavialle, 1926; Schnarf, 1931; Поддубная-Арнольди, 1934; Razi, Subramanyam, 1952; Carniel, 1963; Davis, 1966) не вызывают сомнения лишь данные о развитии стенки пыльника и собственно микрогаметогенеза, в то время как сведения по образованию спорогенного слоя, развитию и типу тапетума в пыльниках весьма противоречивы.

Еще Страсбургер (Strasburger, 1882, 1889) исследовал *Cephalaria tatarica* и *Scabiosa caucasica*. У первой он отметил образование в пыльниках периплазмодия, а у второй описал внедрение протопластов тапетума между созревающими пыльцевыми зернами. Юэль (Juel, 1915) установил, что у *Knautia silvatica* образуется не типичный периплазмодий, но лишь приближающийся к таковому. Риссе (Risse, 1926, 1929) посвятил две работы распаду клеток тапетума у *Dipsacaceae*. Он исследовал *Knautia arvensis*, *Scabiosa prolifera*, *Succisella inflexa*, *Cephalaria leucantha*, *Dipsacus sylvester*, *Pterocephalus broussonetti* и пришел к выводу, что у всех этих видов тапетум секреторного типа, т. е. периплазмодий не образуется; лишь у *Knautia arvensis* возможно образование амебоидного тапетума. Чиаруги (Chiarugi, 1927) исследовал *Knautia neglecta* и виды *Scabiosa*. Он показал, что голые протопласты, не смешиваясь, внедряются между пыльцевыми зернами. В работе Рази и Субраманьяма (Razi, Subramanyam, 1952) кратко описано развитие пыльника и мужского гаметофита у *Dipsacus leschenaultii*, *Scabiosa caucasica* и *Cephalaria ambrosioides* и отмечено, что тапетальные клетки дезорганизуются в периплазмодий. Карниель (Carniel, 1963), исследуя развитие пыльников у *Scabiosa hladnikiana*, *Knautia drymeia* и *K. arvensis*, обратил особое внимание на развитие тапетума у этих видов. Он считает, что после стадии тетрад тапетум теряет целлюлярное строение и у всех исследованных видов становится амебоидным.

Фрагментарны данные по развитию мужских эмбриональных структур и у сем. *Morinaceae*. Лишь в одной нам известной работе на примере *Morina longifolia* показано, что развитие пыльника идет по типу двудольных, тапетум секреторный и зрелое пыльцевое зерно 2-клеточное (Vijayaraghavan, Sarveshwari, 1968).

Настоящая работа посвящена исследованию развития пыльников и пыльцы у представителей сем. *Dipsacaceae* в сравнении с *Morina*, рода, часто включаемого в это семейство, но обладающего довольно яркой индивидуальностью (Doll, 1927; Vijayaraghavan, Sarveshwari, 1968; Камелина, Яковлев, 1974). Для подтверждения целесообразности выделения этого рода в особое семейство *Morinaceae* важное значение могут иметь сравнительно-эмбриологические данные, в том числе данные по развитию мужских эмбриональных структур, так как многие из них имеют систематическое значение (Поддубная-Арнольди, 1930, 1964, 1971; Руденко, 1959).

Материал и методика

Исследовались 6 видов *Scabiosa*, 3 вида *Knautia*, 3 вида *Cephalaria*, 1 вид *Succisa* и 2 вида *Morina*, произрастающих в различных экологических условиях. Материал был собран в естественных местообитаниях этих видов и в условиях интродукции: *Scabiosa bipinnata* — на Сев. Кавказе в Тебердинском заповеднике; *S. caucasica* — на Сев. Кавказе и в Ботаническом саду Ботанического института АН СССР (БИН, Ленинград); *S. lucida* — в Ботаническом саду БИНа; *S. songarica* — в Таджикистане (Гиссарский хребет, ущелье Кондара); *S. rotata* — в Копетдаге и в Ботаническом саду АН Узб. ССР (Ташкент); *S. olivieri* — в Казахской ССР, в окрестностях г. Джамбула; *Knautia arvensis* — в окрестностях г. Ленинграда и в Боярском лесхозе Киевской области; *K. montana* — на Сев. Кавказе в Тебердинском заповеднике; *K. macedonica* — в Ботаническом саду БИНа; *Cephalaria gigantea* — на Сев. Кавказе в Тебердинском заповеднике и в Ботаническом саду БИНа; *C. brevipalea* — на Сев. Кавказе в Тебердинском заповеднике; *C. syriaca* — в Ботаническом саду АН Узб. ССР (Ташкент); *Succisa pratensis* — в Ленинградской области; *Morina lehmanniana* — в Таджикистане (Гиссарский хребет, на перевале Анзоб); *M. kokanica* — в бассейне р. Акбулак (Узбекская ССР) и в Ботаническом саду АН Узб. ССР (Ташкент).

Материал фиксировали FAA, проводили через серию спиртов повышающейся концентрации и хлороформ, затем заключали в парафин. Препараты готовили по общепринятой методике. Окраска их производилась кислым фуксином по Фёльгену с подкраской гематоксилином по Эрлиху или алциановым синим, пикроиндигокармином по Аксенову и проционовыми красителями по Иванову и Литинской.

Результаты исследования

Развитие стенки пыльника. Пыльники всех исследованных видов содержат 4 пыльцевых гнезда (или спорангия), объединенных попарно в две теки, раскрывающиеся продольно.

Одним из авторов настоящей статьи (Яковлев, 1951) была высказана гипотеза о том, что у покрытосеменных растений в противоположность другим филогенетическим ветвям растительного мира «семяпочки и пыльники можно рассматривать как конечные звенья в общем процессе дифференциации конуса нарастания цветочного побега» (стр. 254). Это повлекло за собой снятие гаметофитной фазы в онтогенезе покрытосеменных, столь типичной для других фил высших растений. Исходя из этого и путь образования гамет (Яковлев, 1974) трактуется следующим образом: меристемоцит—мейоцит—микро- и макрогаметоцит—зародышевый мешок и пыльцевое зерно—гаметы. В соответствии с этим мы несколько изменяем терминологию, употреблявшуюся ранее при описании развития пыльников и пыльцы, как это уже сделано некоторыми авторами при описании раз-

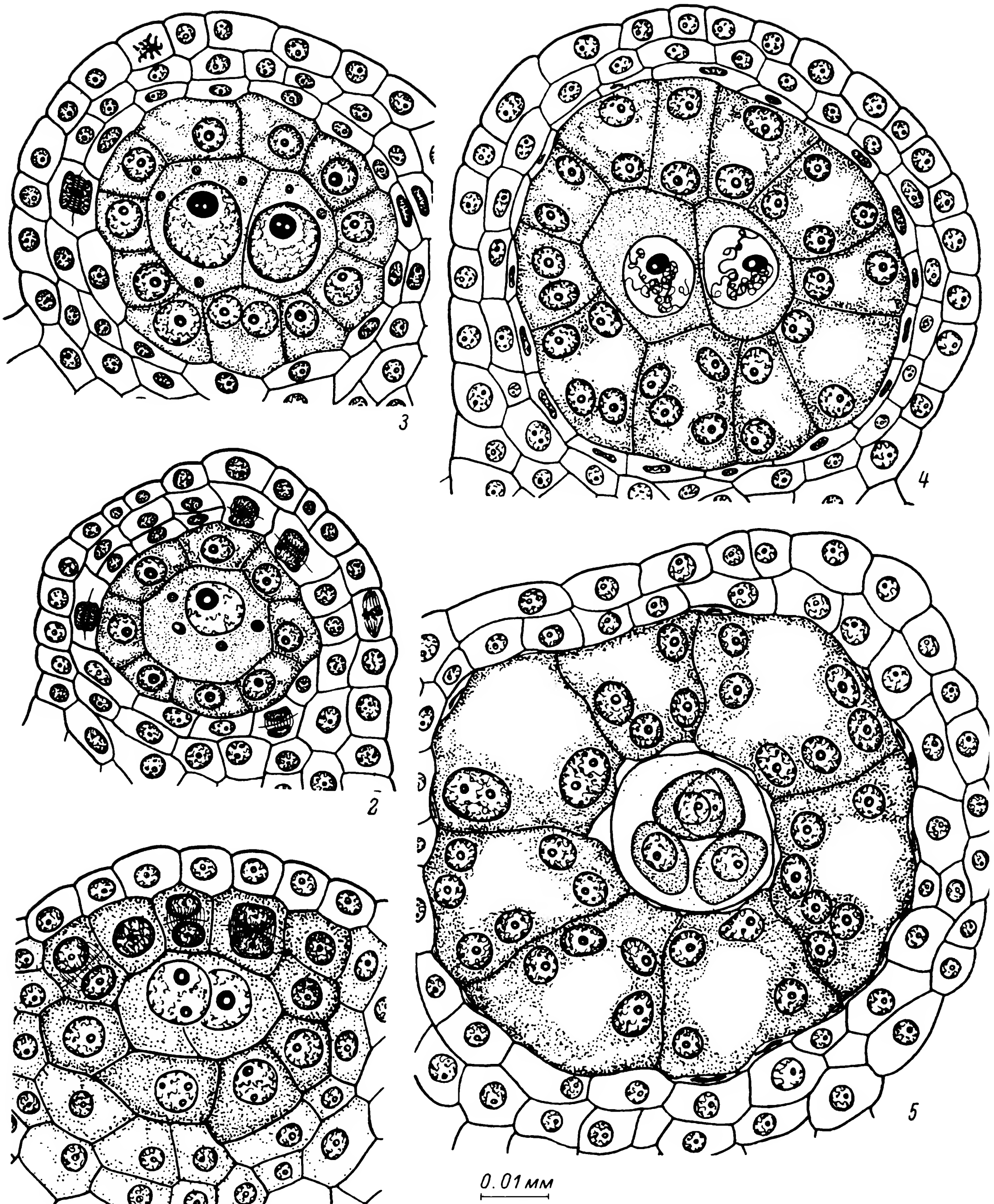


Рис. 1. Развитие стенки пыльника и микрогаметогенез у представителей сем. *Dipsacaceae* (*1—6*, *8* — поперечные срезы через пыльцевое гнездо; *7*, *9*, *10* — продольные срезы).

1 — *Knautia arvensis* — дифференциация мейоцитов и деление первичного париетального слоя; *2* — *Scabiosa lucida* — деление вторичного париетального слоя, завершение образования наружной стенки пыльника; *3* — *S. bipinnata* — 4-слойная сформированная стенка пыльника в период интерфазы мейоцитов; *4* — *S bipinnata* — синапсис в мейоцитах, начало дегенерации среднего слоя, разрастание клеток и деление ядер в тапетуме; *5* — *S. lucida* — тетрады микрогаметоцитов, тапетум представлен крупными вакуолизированными многоядерными клетками; *6* — *S. lucida* — вакуолизация в одноядерных микрогаметоцитах, образование трофической тапетальной ткани; *7* — *S. songarica* — 2-клеточная пыльца; *8* — *S. lucida* — образование спермиев, постепенный лизис цитоплазмы и ядер тапетальной ткани, фиброзные утолщения в эндотеции; *9* — *S. bipinnata* — 3-клеточная пыльца, почти полный лизис ядер и цитоплазмы тапетальной ткани; *10* — *S. bipinnata* — зрелый пыльник.

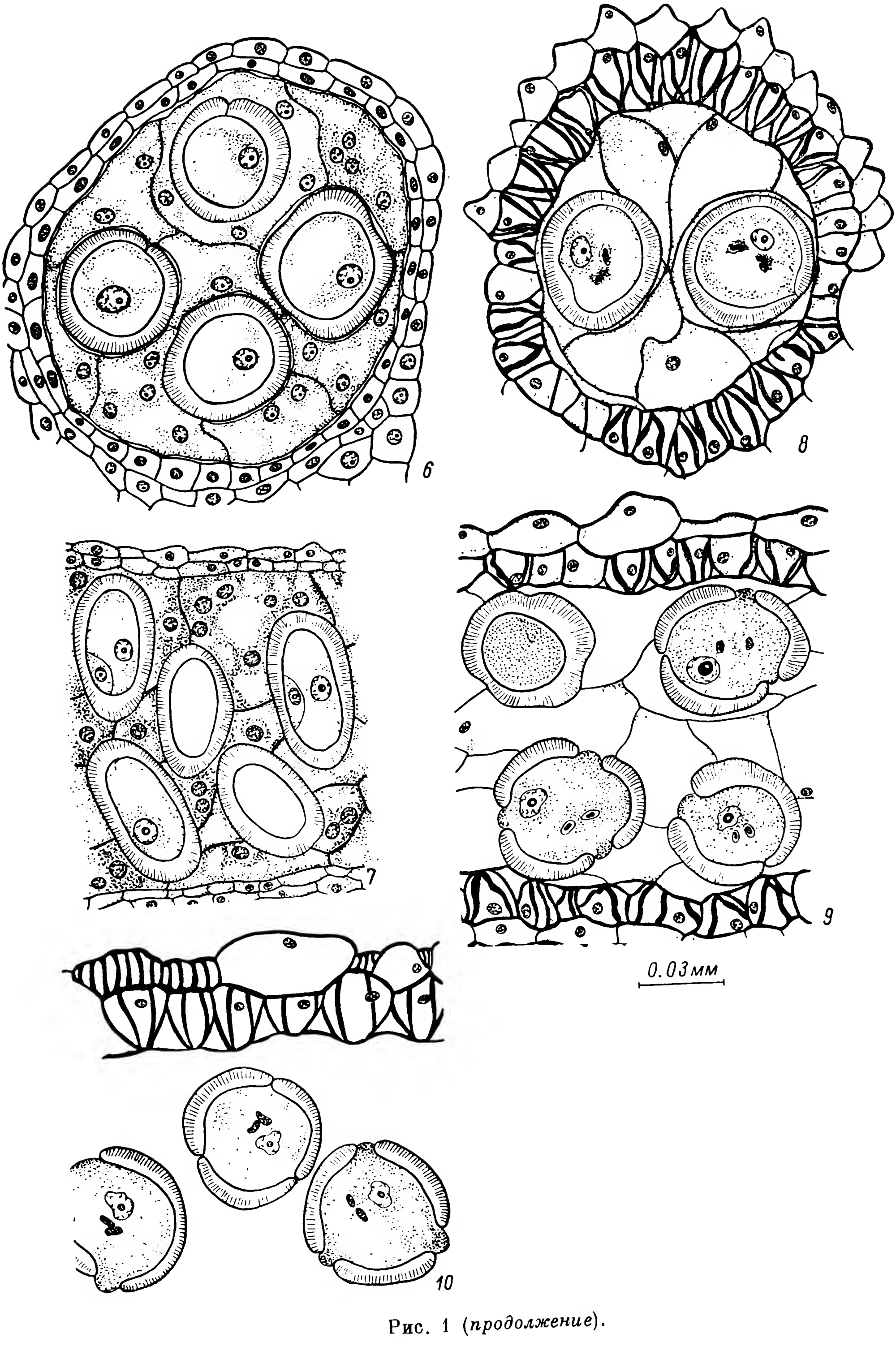


Рис. 1 (*продолжение*).

вития женских эмбриональных структур (Чабан, Яковлев, 1974; Камелина, Яковлев, 1974; Наумова, Яковлев, 1975). Параллельно, ниже мы приводим и ранее принятые названия этих структур и стадий развития.

Наши наблюдения за развитием пыльника начались с момента, когда доля его представляет собой недифференцированный бугорок меристематических клеток, в субэпидерме которого затем вычленяется меристемоцит (археспориальная клетка). Меристемоциты, делясь периклинальными перегородками, отчленяют кнаружи первичный париетальный слой и вовнутри — слой мейоцитов (спорогенный слой), клетки которого заметно увеличиваются в размерах и четко выделяются среди остальных клеток пыльника (рис. 1, *1*). Первичный париетальный слой в результате периклинальных делений продуцирует тапетум и вторичный париетальный слой (рис. 1, *1*); последний в свою очередь претерпевает периклинальные деления, вследствие чего образуются эндотеций и средний слой. Этим и завершается формирование наружной стенки пыльника у всех исследованных видов (рис. 1, *2—3*).

Итак, образование стенок пыльника у представителей сем. *Dipsacaceae* и *Morinaceae* происходит центробежно по типу двудольных (Davis, 1966), что ранее отмечалось и для других видов этих семейств (Carniel, 1963; Vijayaraghavan, Sarveshwari, 1968); поскольку же тапетум является производным париетального слоя, развитие стенки пыльника соответствует I типу (*Solanaceae*-типу) по системе, предложенной Т. Б. Батыгиной, Э. С. Терёхиным, Г. К. Алимовой и М. С. Яковлевым (1963).

Сформированная стенка молодого пыльника у представителей обоих семейств состоит из 4 слоев: эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума, однако судьба этих слоев у них несколько различна.

Тапетум. Тапетум исследованных видов обоих семейств по происхождению двойствен, как и вообще у покрытосеменных (Periasamy, Swamy, 1966). Однако гетерогенность тапетума можно наблюдать лишь на ранней стадии развития пыльника, когда происходит деление первичного париетального слоя. В то время, когда со стороны наружной стенки тапетум еще не обособился, не оформлен в виде отдельного слоя, со стороны связника он уже полностью сформирован и четко отличается от остальных клеток ткани связника более крупными клетками и ядрами и обилием цитоплазмы (рис. 1, *1*). Затем тапетум формируется в виде единой структуры и гетерогенность его клеток в дальнейшем не сказывается на его морфологической однородности (рис. 1, *2—5*). У ворсянковых к моменту завершения митотических делений в слое мейоцитов в клетках тапетума, окружающих мейоцит, заметно начало дифференциации, выражающейся в появлении вакуолей (рис. 1, *2—3*). В дальнейшем, ко времени I деления мейоза в мейоцитах, клетки тапетума значительно увеличиваются в размерах и число их ядер удваивается (рис. 1, *3*, *4*). Во время I и II делений мейоза в мейоцитах и образования тетрад микрогаметоцитов (микроспор) в клетках тапетума происходит до трех митозов, в результате чего клетки становятся 4—8-ядерными ценоцитами (рис. 1, *5*). Это явление и ранее отмечалось у других видов сем. *Dipsacaceae* (Risse, 1929; Razi, Subramanyam, 1952; Carniel, 1963).

У мориновых дифференцированный тапетум также состоит из крупных клеток, однако они менее вакуолизированы. Число ядер в них удваивается во время профазы мейоцитов; II митотическое деление в них наблюдается редко, чаще ядра сливаются, повышая свою плоидность.

После стадии тетрад микрогаметоцитов поведение тапетума у представителей обоих семейств становится резко различным.

У мориновых во время обособления микрогаметоцитов из тетрад тапетум является слоем стенки пыльника (рис. 2, *1*); затем по мере роста пыльцевых зерен и их вакуолизации клетки тапетума деформируются, их оболочки постепенно рассасываются, иногда наблюдается выпячивание протопласта в полость пыльцевого гнезда (рис. 2, *2*), но периплазмодий не образуется. Далее происходит довольно быстрый лизис ядер, и на стадии 2-клеточной пыльцы от тапетума остаются лишь сгустки цитоплазмы.

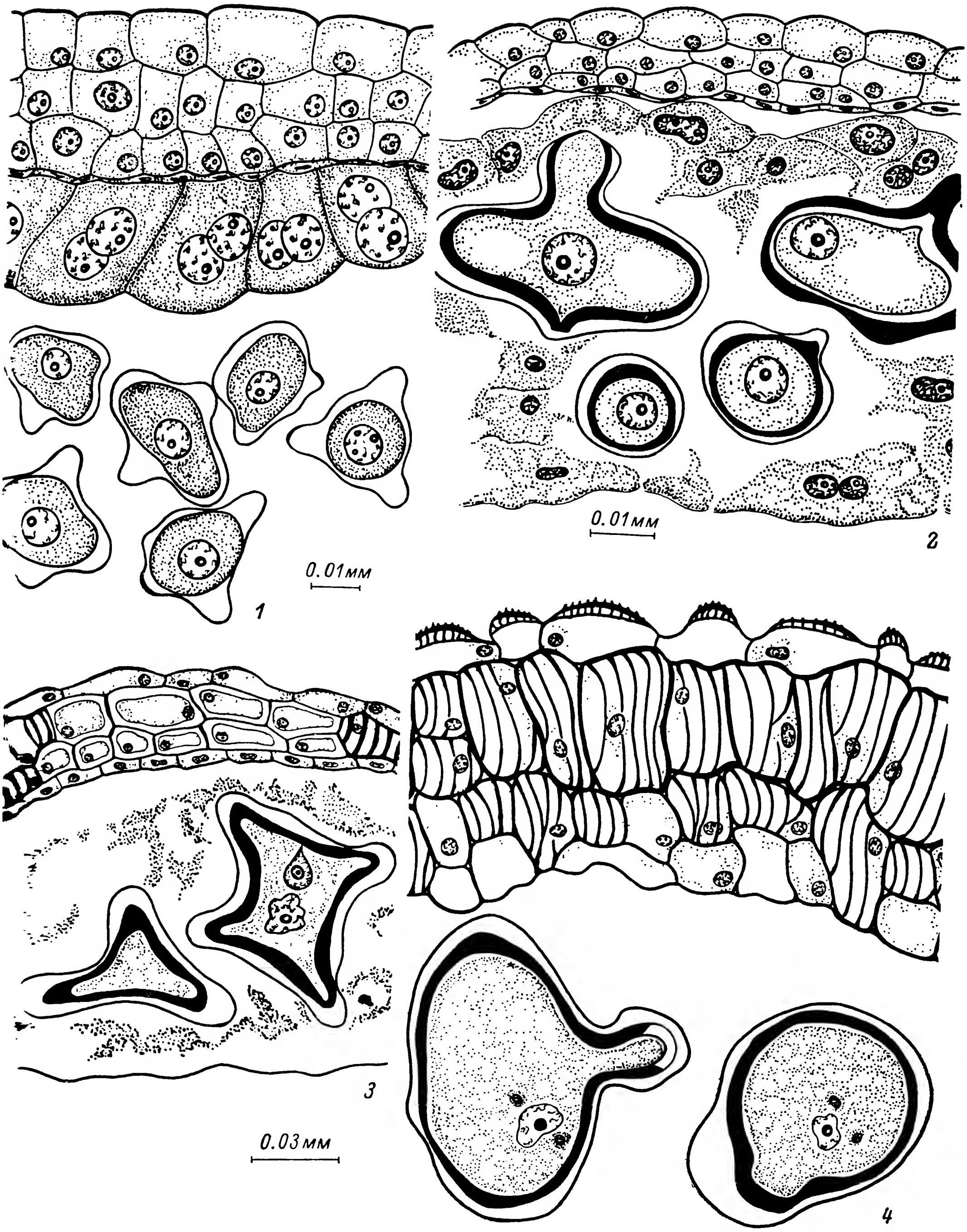


Рис. 2. Развитие стенки пыльника и микрогаметогенез у *Morina lehmanniana* (после стадии тетрад).

1 — микрогаметоциты после стадии тетрад; *2* — вакуолизация одноядерных микрогаметоцитов, начало деструкции тапетума; *3* — 2-клеточная пыльца; *4* — участок зрелого пыльника.

которые можно наблюдать и в пристенном слое, и частично между пыльцевыми зернами (рис. 2, *3*; таблица, *4*, см. вклейку). К моменту созревания пыльцевых зерен тапетум полностью лизируется (рис. 2, *4*). Тапетум мориновых мы относим к типичному секреторному типу.

У ворсянковых после стадии тетрад, когда микрогаметоциты обособляются из общей каллозной оболочки, тапетум также сохраняется как слой стенки пыльника и имеет клеточную структуру, плотно прилегая к микрогаметоцитам. К моменту вакуолизации одноядерных пыльцевых зерен клетки тапетума образуют трофическую ткань, заполняющую пыльцевое гнездо (спорангий) так, что пыльцевые зерна оказываются погруженными в нее (рис. 1, *6*, *7*; таблица, *1—3*). Эта трофическая тапетальная ткань функционирует продолжительное время, вплоть до образования в пыльцевом зерне двух спермиев (рис. 1, *6—9*; таблица, *3*). По мере развития пыльцевых зерен становятся заметными и изменения, происходящие в клетках тапетальной ткани: уменьшаются и лизируются ядра, цитоплазма, а затем и клеточные оболочки (рис. 1, *7—9*). В зрелом пыльнике следов тапетума уже нет (рис. 1, *10*). Полученные данные позволяют считать, что в сем. *Dipsacaceae* тапетум многоядерного секреторного типа, при этом в процессе развития пыльцевых зерен происходит преобразование однослойного тапетума в трофическую клеточную ткань, заполняющую пыльцевое гнездо, которая даже на довольно поздних стадиях развития не теряет клеточной организации.

Средний слой, как показано выше, является продуктом периклинальных делений клеток вторичного париетального слоя. У ворсянковых этот слой эфемерный. Уже на стадии синапсиса в мейоцитах заметны дегенерация и уплощение клеток среднего слоя (рис. 1, *4*); дальнейшая дезинтеграция его идет одновременно с I и II делением мейоза в мейоцитах и мощным развитием тапетума. К моменту образования тетрад микрогаметоцитов средний слой почти полностью исчезает (рис. 1, *5*). У мориновых в отличие от ворсянковых средний слой сохраняется на протяжении всего развития пыльника (рис. 2, *1—3*). Более того, к моменту I деления мейоза в мейоцитах в большей части клеток среднего слоя проходят периклинальные деления, за счет чего средний слой становится двурядным. В дальнейшем клетки его вакуолизируются, а оболочки их утолщаются, в них, как и в клетках эндотеция, развиваются фиброзные утолщения (рис. 2, *4*).

Эндотеций также является продуктом деления вторичного париетального слоя. И у ворсянковых, и у мориновых эндотеций сохраняется на всем протяжении развития пыльника. На ранних стадиях в клетках эндотеция имеются крахмальные зерна. У ворсянковых на стадии 2-клеточной пыльцы клетки эндотеция становятся толстостенными и вакуолизируются (таблица, *1*), а во время образования спермиев в них появляются характерные фиброзные утолщения (рис. 1, *8*, *9*). В зрелом пыльнике клетки эндотеция еще крупнее (рис. 1, *10*). Эндотеций формируется не только в наружной стенке пыльника, но и со стороны связника (рис. 1, *8—10*). У мориновых фиброзные утолщения в эндотеции появляются на стадии 2-клеточной пыльцы (рис. 2, *3*), а в зрелом пыльнике эндотеций представлен крупными клетками с фиброзными поясками совсем другой формы, чем у ворсянковых (рис. 2, *4*). У мориновых фиброзные утолщения наблюдаются и в тканях связника.

Эпидерма в процессе развития пыльников также претерпевает значительные изменения (рис. 1, *1—10*; рис. 2, *1—4*). На ранних стадиях развития пыльника клетки эпидермы почти квадратные или несколько удлиненные, содержат крахмальные зерна — у ворсянковых в незначительном количестве, а у мориновых их довольно много. В дальнейшем, к моменту появления фиброзных утолщений в эндотеции, клетки эпидермы у ворсянковых становятся зубчатыми, толстостенными и часто также приобретают фиброзные утолщения (рис. 1, *8—10*; таблица, *2*). У мориновых клетки эпидермы в зрелом пыльнике толстостенные, с характерными утолщениями наружных оболочек в виде гребешков (рис. 2, *4*).

Таким образом, в зрелом пыльнике у видов сем. *Dipsacaceae* стенка пыльника двуслойная (эпидерма, эндотеций), а у *Morinaceae* — трехслойная (эпидерма, эндотеций, средний слой).

Мейоциты (спорогенные клетки) являются производными меристемоцитов (археспориальных клеток). У ворсянковых мейоциты образуют один ряд крупных, густоплазменных клеток. Во время образования наружной стенки пыльника в отдельных мейоцитах происходят антикли-

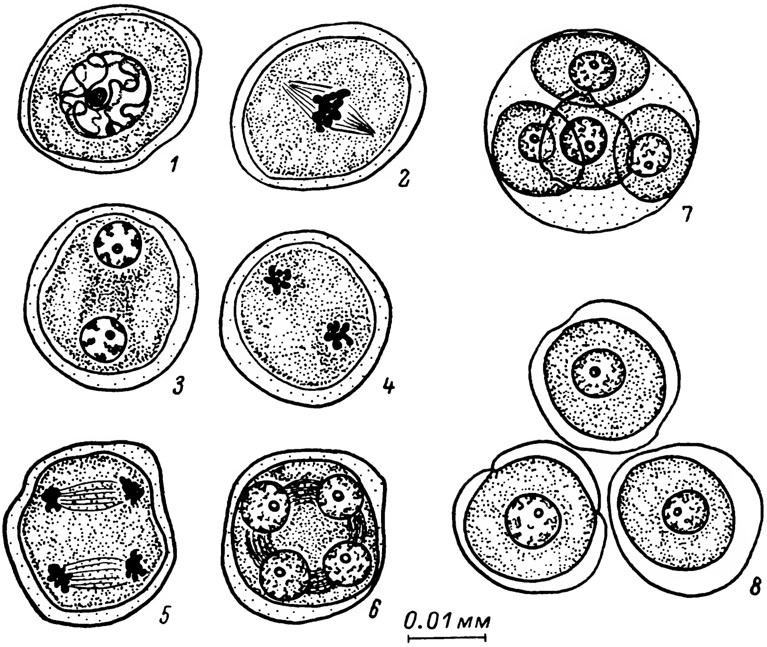


Рис. 3. Симультанный тип образования микрогаметоцитов на примере *Scabiosa lucida*.
1—3 — I деление мейоза; *4—6* — II деление мейоза; *7* — тетрада гаметоцитов; *8* — обособившиеся микрогаметоциты.

нальные деления, причем веретено деления располагается, как правило, косо, в результате чего четкость ряда мейоцитов нарушается; в отдельных местах он утолщается за счет вновь образовавшихся клеток. Это явление довольно детально описал Карниель (Carniel, 1963), опровергнув тем самым существовавшее ранее мнение об образовании в молодом пыльнике ворсянковых 50—80 спорогенных клеток, из которых продолжает функционировать лишь ряд из 12—14 клеток, в то время как остальные отмирают (Lavialle, 1926; Schnarf, 1931).

Митотические деления в тяже мейоцитов завершаются к моменту образования стенки пыльника, после чего их ядра переходят в профатическое состояние (рис. 1, *3*, *4*).

У мориновых тяж мейоцитов представлен одним (или двумя) четкими рядами клеток, не образующих утолщений, характерных для тяжа мейоцитов ворсянковых.

Образование микрогаметоцитов (микроспор) у представителей обоих семейств протекает идентично. К началу I деления мейоза вокруг мейоцитов наблюдается образование каллозной оболочки, которая затем заметно утолщается, особенно на стадии тетрад (рис. 3, *1—7*). Очень четко видны каллозные оболочки при окраске препаратов прочионовыми красителями или алциановым синим. Редукционное деление в мейоцитах (материнских клетках пыльцы) симультанного типа (рис. 3, *1—6*). Тетрады микрогаметоцитов изобилатеральные либо тетраэдрические (рис. 3, *6*, *7*); вскоре после образования они распадаются на отдельные пыльцевые зерна (рис. 3, *8*; рис. 2, *1*).

Микрогаметогенез (развитие пыльцевого зерна). Молодые пыльцевые зерна густоплазменные, с ядром, расположенным в центре клетки, невелики. Последовательно прослежен и по возможности показан на рисунках весь процесс микрогаметогенеза у представителей обоих семейств: вакуолизация клетки, перемещение ядра из центрального в боковое положение, расположение цитоплазмы в пристенном слое, где и происходит деление ядра микрогаметоцита на два дочерних, одно из которых стано-

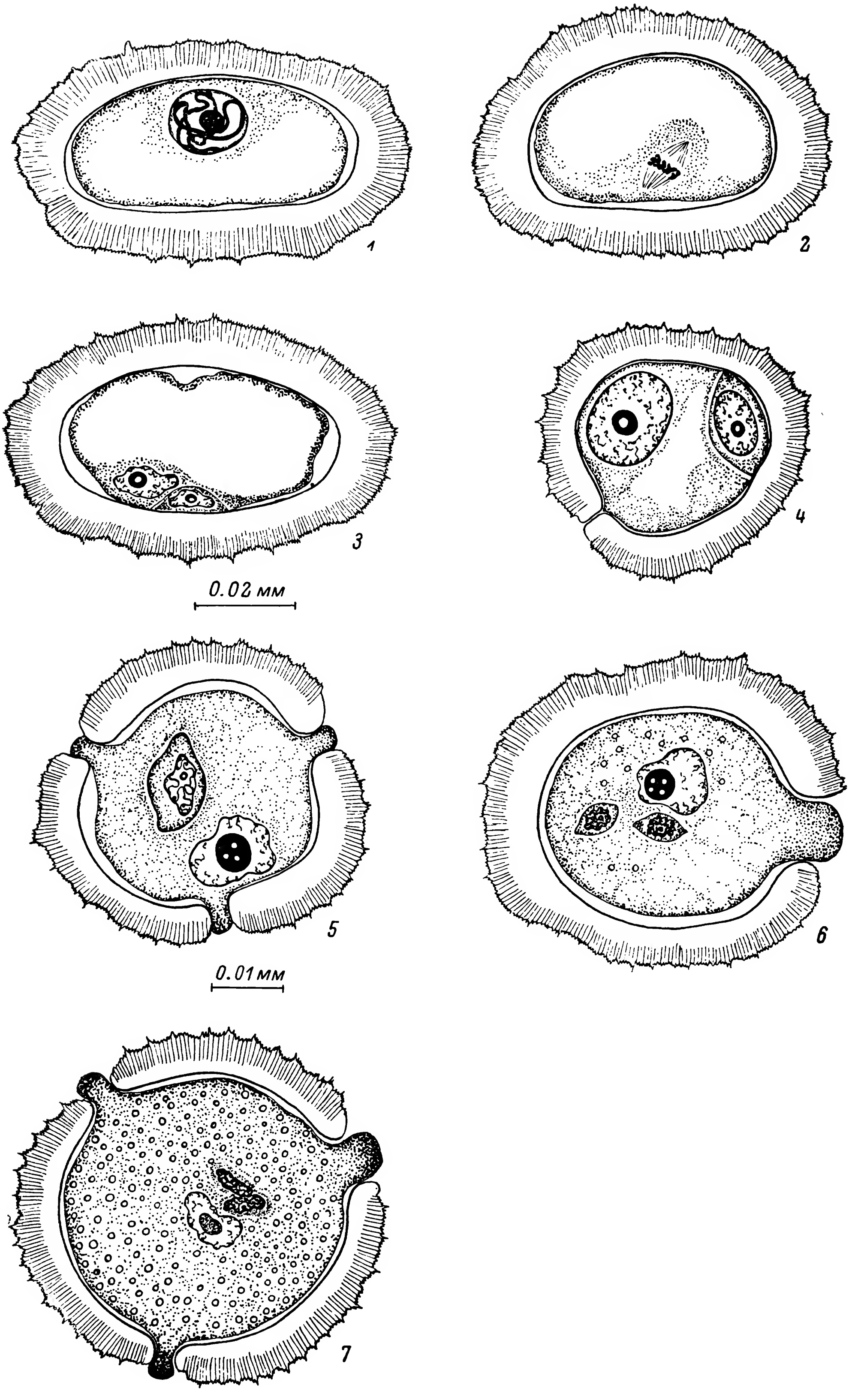


Рис. 4. Микрогаметогенез у представителей сем. *Dipsacaceae.*

1—3 — Scabiosa songarica; 4—7 — S. bipinnata.

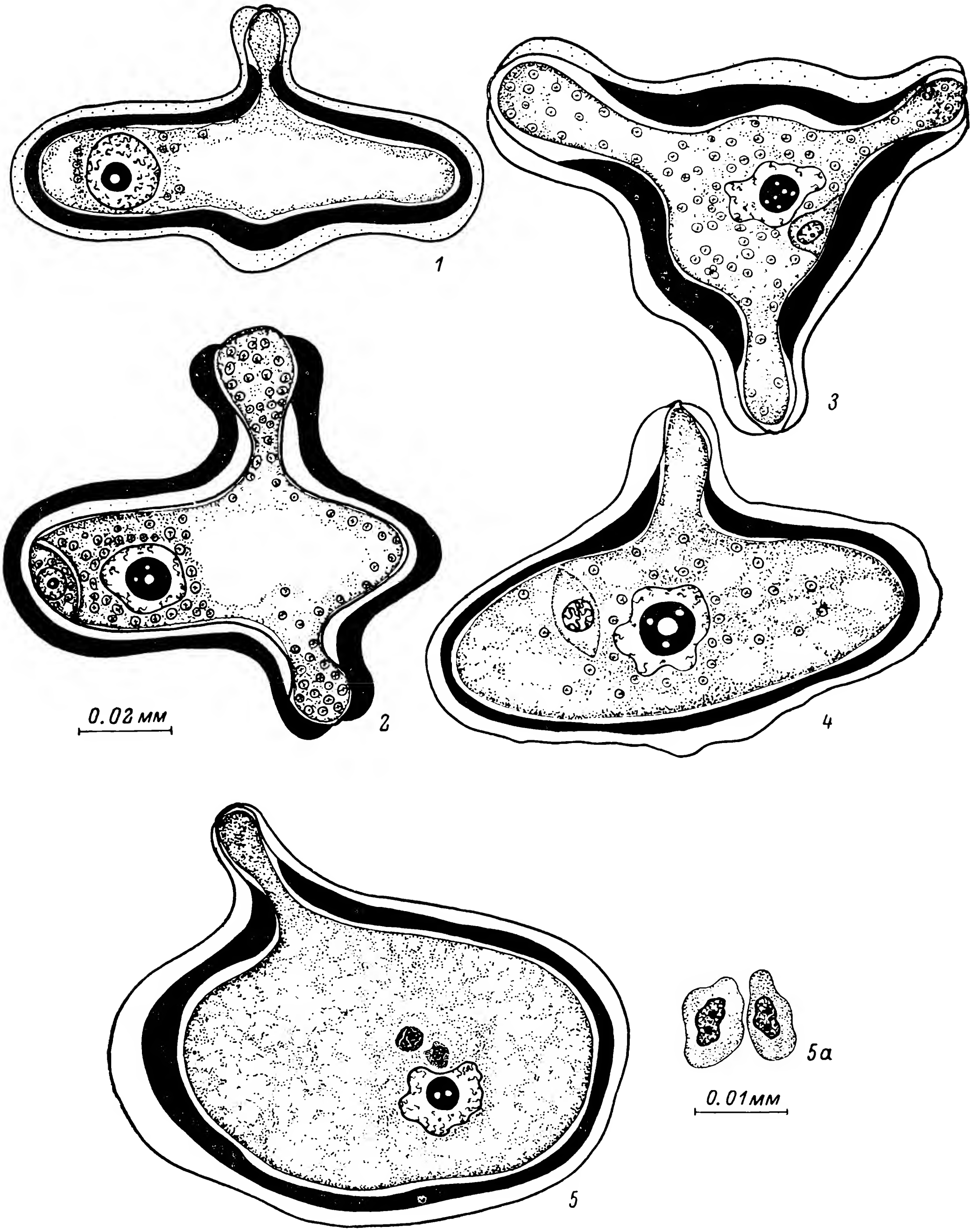


Рис. 5. Микрогаметогенез у *Morina lehmanniana* (*1—5*).
5 — зрелое пыльцевое зерно, *5a* — спермии в более крупном масштабе.

вится ядром генеративной, а второе — ядром сифоногенной клетки (рис. 4, *1—4*; рис. 5, *1*, *2*). Генеративная клетка вначале имеет характерную для покрытосеменных линзовидную форму и расположена у стенки пыльцевого зерна, затем перемещается внутрь сифоногенной клетки (рис. 4, *3—5*; рис. 5, *2*, *4*), где вблизи от ее ядра делится, образуя два спермия — мужские гаметы (рис. 4, *6*, *7*; рис. 5, *4*, *5*). По мере созревания пыльцевого зерна у исследованных видов наблюдаются изменения спермиев и сифоногенной клетки, характерные и для некоторых других покрытосеменных (Герасимова-Навашина, 1954; Татинцева, 1975) и ранее описанные у ворсянковых на примере *Scabiosa purpurea* В. А. Поддубной-Арнольди (1934). У ворсянковых спермии вначале представлены веретеновидными клетками с хорошо различимой цитоплазмой и ядром, в котором имеются по 1—2 ядрышка. В дальнейшем происходит постепенное уменьшение количества цитоплазмы в клетках-спермиях, их ядра хроматизуются и вытягиваются, ядрышки исчезают. Спермии ярко красятся по Фёльгену и располагаются в зрелом пыльцевом зерне рядом с ядром сифоногенной клетки. В это время цитоплазму у спермиев различить уже не удается, хотя вокруг них заметна гомогенно окрашивающаяся зона (рис. 4, *7*). Ядро сифоногенной клетки уменьшается, форма его становится неправильной; оно уже совершенно не окрашивается по Фёльгену, но не дегенерирует полностью, как писала Поддубная-Арнольди (1934), и при прорастании пыльцевой трубки вносится в одну из синергид зародышевого мешка (Солнцева, Камелина, 1976). У ворсянковых деление генеративной клетки наблюдается в то время, когда клетки тапетума еще не подверглись лизису (рис. 1, *8*, *9*; таблица, *2*, *3*); у мориновых же спермии образуются в почти зрелом пыльнике, где нет и следов тапетума, перед рассеиванием пыльцы (рис. 2, *4*). Спермии в зрелом пыльцевом зерне сохраняют тонкий слой цитоплазмы и ядрышки, хотя уже довольно сильно хроматизованы (рис. 5, *5а*), чем и отличаются от описанных выше спермиев ворсянковых.

В сифоногенной клетке по мере созревания пыльцевого зерна уменьшается вакуоль и появляются крахмальные зрена (рис. 4, *4—6*; рис. 5, *2—4*). Цитоплазма зрелых пыльцевых зерен заполнена запасными питательными веществами — это крахмал, белки и липиды.

Таким образом, зрелая пыльца у представителей обоих семейств 3-клеточная. Данные о 2-клеточности пыльцевых зерен у мориновых (Vijayaraghavan, Sarveshwari, 1968) нами не подтверждаются.

Таковы в норме процессы развития мужских эмбриональных структур у исследованных видов сем. *Dipsacaceae* и *Morinaceae*.

В роде *Scabiosa* и *Knautia* уже были отмечены случаи гинодиэции (Пономарев, Демьянова, 1975). Мы наблюдали гинодиэцичные формы у *Scabiosa bipinnata*, *S. rotata*, *Cephalaria brevipalea*, *Knautia arvensis* и *Succisa pratensis*, у которых во всем соцветии стерилизуются и не развиваются пыльники, а развиты только семяпочки. Стерилизация пыльников происходит обычно после мейоза, на стадии одноядерной пыльцы. При этом наблюдалась дегенерация пыльцы и тапетума либо сразу после стадии тетрад, либо несколько позже, когда пыльца становилась более крупной. В отдельных случаях у *S. rotata* отмечены деления одноядерной пыльцы на две почти равные клетки; из них одна дегенерировала, а вторая разрасталась и ядро ее делилось на мелкие одинаковые по величине ядра (их было до 8—16); такая пыльца была деформированной и очень крупной. У *S. bipinnata* и *C. brevipalea* наблюдались случаи стерилизации пыльцы в результате нарушения мейоза.

У *Morina lehmanniana* в отдельных пыльцевых гнездах также отмечена стерилизация пыльцы после стадии тетрад, которая сопровождалась гипертрофированным ростом тапетальных клеток. Происходила постепенная деформация пыльцевых зерен, ядра их дегенерировали и оболочки растворялись. Возможно, что это явление связано с неблагоприятными внешними условиями во время бутонизации, так как мы встретились с ним только в материале фиксации одного года.

Заключение

Данные, полученные нами в результате сравнительного исследования мужских эмбриональных структур у представителей двух семейств — *Dipsacaceae* и *Morinaceae*, вносят, на наш взгляд, существенные дополнения и коррективы в имеющиеся сведения. Это в первую очередь относится к вопросу о типе тапетума у ворсянковых, который, как уже упоминалось выше, был предметом наиболее частого обсуждения. Последней из известных нам работ, посвященных изучению тапетума в этом семействе, была работа Карниеля (Carniel, 1963). Согласно своей классификации (Carniel, 1952), он отнес тапетум ворсянковых к клеточному многоядерному типу, с чем мы вполне согласны. Однако Карниель считает, что после стадии тетрад клеточные оболочки в тапетуме исчезают и у всех исследованных им видов образуется амебоидный тапетум. Но наши наблюдения ясно показали иное. Изучив представителей тех же родов и даже тот же вид (*Knautia arvensis*), что и Карниель, мы установили, что после стадии тетрад на стадии одноядерных микрогаметоцитов образуется не периплазмодий и не амебоидный тапетум, а клеточная тапетальная ткань, заполняющая пыльцевое гнездо. Возможно, что неточности в наблюдениях Карниеля и других авторов объясняются применением таких красителей, которые не прокрашивали оболочек клеток тапетума. Именно в таких случаях (а у нас есть и подобные препараты) получаются картины, описанные ранее некоторыми исследователями: «голые», но не слившиеся протопласты со всегда заметными границами между ними заполняют все пространство пыльцевого зерна. Можно только предположить, что такая фаза амебоидного тапетума возникает сразу после тетрад и тогда клеточные перегородки в тапетальной ткани являются уже вторичным образованием.

Трудно согласиться и с Риссе (1926, 1929), который, относя тапетум ворсянковых к секреторному типу, не учитывал стадии преобразования тапетума, считая, что проникновение цитоплазмы с ядрами между пыльцевыми зернами это неактивный жизненный процесс, так как, по его мнению, цитоплазма к этому времени уже дегенерирует. В действительности тапетальная ткань образуется из активно функционирующих клеток, о чем свидетельствует наличие в их цитоплазме белковых соединений и ядер, богатых хроматином. Выполняя трофическую функцию, ткань, естественно, в процессе развития пыльцевых зерен подвергается лизису. В этой связи нам импонирует взгляд Мифема и Лени (Mepham, Lane, 1969), которые считают, что изменение тапетума (например образование периплазмодия) это его реорганизация, а не дезорганизация. У ворсянковых мы и наблюдаем такую функциональную реорганизацию (перестройку) тапетума, которая, видимо, наилучшим образом обеспечивает формирование фертильной пыльцы у представителей этого семейства.

Теперь уже можно более достоверно судить о сходстве и различии мужских эмбриональных структур у исследованных видов *Dipsacaceae* и *Morinaceae* при уточнении их систематического положения. Вышеприведенные данные показали, что наряду с идентично протекающими процессами при формировании пыльников и пыльцевых зерен представителям каждого семейства присущи и особые черты. Это относится и к морфологическим особенностям мужских генеративных органов у рассматриваемых семейств (Doll, 1927; Бобров, 1957). Так, в цветках ворсянковых, как правило, развиваются четыре одинаковые фертильные тычинки (за исключением случаев гинодиэции), у мориновых же — только две, а остальные либо полностью редуцируются, либо преобразуются в стаминодии. У ворсянковых пыльники интрорзные в бутоне, но становятся экстрорзными при цветении; у мориновых — они все время интрорзные. Имс (1964) считает, что этот признак имеет важное систематическое значение. По данным палинологии (Erdtman, 1945; Винокурова, 1959), мориновые и ворсянковые также четко отличаются.

Следует отметить, что различия мужских эмбриональных структур между родами и видами в сем. *Dipsacaceae* являются довольно тонкими; это характерно и для женских эмбриональных структур данного семейства (Razi, Subramanyam, 1952; Камелина, Яковлев, 1975). В то же время наши и литературные данные показывают, что род *Morina* обладает и в этом отношении ярко индивидуальными особенностями.

Кратко перечислим признаки, различающие представителей сем. *Dipsacaceae* и *Morinaceae*, выявленные нами при исследовании мужских эмбриональных структур: 1) строение стенки зрелого пыльника: у ворсянковых она 2-слойная, у мориновых — 3-слойная (вследствие сохранения среднего слоя); 2) разный характер и разная степень развития фиброзных утолщений: у ворсянковых они имеются лишь в эндотеции, иногда в эпидерме, у мориновых — во всех слоях стенки зрелого пыльника и в ткани связника, которая более массивна, чем у ворсянковых; 3) тип тапетума: у ворсянковых он многоядерный секреторный, с реорганизацией в трофическую клеточную ткань, заполняющую пыльцевое гнездо, у мориновых — секреторный, без реорганизации; 4) различное строение тяжа мейоцитов; 5) структура спермиев в зрелом пыльцевом зерне: у ворсянковых спермии «голые», у мориновых — бедноплазменные.

Общими чертами для обоих семейств являются следующие: центробежное образование наружной стенки пыльника по типу двудольных, или *Solanaceae*-типу; 4-слойная стенка сформированного молодого пыльника; симультанное образование микрогаметоцитов; 3-клеточные зрелые пыльцевые зерна.

Как видим, различия представителей обоих семейств весьма значительны. При этом наиболее существенными с точки зрения систематического положения таксонов мы считаем такие признаки, как строение стенки зрелого пыльника, тип тапетума и характер его реорганизации.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б., Э. С. Терёхин, Г. К. Алимова, М. С. Яковлев. (1963). Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae*. Бот. ж., 48, 8.— Бобров Е. Г. (1957). Сем. *Morinaceae*. Сем. *Dipsacaceae*. Флора СССР, XXIV. — Винокурова Л. В. (1959). Палинологические данные к систематике семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Проблемы ботаники, 4. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1954). Двойное оплодотворение покрытосеменных, его природа и происхождение. Докт. дисс. БИН, Л. — Имс А. (1964). Морфология цветковых растений. — Камелина О. П., М. С. Яковлев. (1974). Развитие зародышевого мешка в роде *Morina* L. Бот. ж., 59, 11. — Камелина О. П., М С. Яковлев. (1975). К эмбриологии рода *Scabiosa* L. (*Dipsacaceae*). Тез. докл. XII МБК. — Наумова Т. Н., М. С. Яковлев. (1975). Макрогаметогенез *Trillium camschatcense* Ker-Gawl. Бот. ж., 60, 3. — Поддубная-Арнольди В. А. (1930). Эмбриологический метод в систематике покрытосеменных растений. Изв. Асс. I МГУ, 3,1-А. — (Поддубная-Арнольди В. А.) Poddubnaja-Arnoldi V. A. (1934). Spermazellen in der Familie *Dipsacaceae*. Planta, 21, 3. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Поддубная-Арнольди В. А. (1971). Значение цито-эмбриологического метода для филогении и систематики покрытосеменных растений. Тез. докл. IV Московск. совещ. по филогении растений. 1971. — Пономарев А. Н., Е. И. Демьянова. (1975). К изучению гинодиэции у растений. Бот. ж., 60, 1. — Руденко Ф. Е. (1959). Значение мужского гаметофита для систематики покрытосеменных (*Angiospermae*). Бот. ж., 44, 10. — Солнцева М. П., О. П. Камелина. (1976). Двойное оплодотворение и зародыш у *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) Bobr. (*Dipsacaceae*). Бот. ж., 61, 2. — Татинцева С. С. (1975). Образование и развитие спермиев у некоторых покрытосеменных. I. *Poaceae* (*Gramineae*); II. *Asteraceae* (*Compositae*). Бот. ж., 60, 12. — Чабан И. А., М. С. Яковлев. (1974). Эмбриология *Reseda lutea* L. I. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка. Бот. ж., 59, 1. — Яковлев М. С. (1951). О некоторых характерных чертах морфогенеза у высших растений. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 2. — Яковлев М. С. (1974). Гаметогенез, зародышевый мешок и пыльцевое зерно (к проблеме происхождения *Angiospermae*). Бот. ж., 59, 12. — Carniel K. (1952). Das Verhalten der Kerne in Tapetum der Angiospermen mit besonderer Berücksichtigung von Endomitosen und sogenannten Endomitosen. Österr. bot. Zeitschr., 99, 2/3. — Carniel K. (1963). Contributions to the developmental history of the sporogenous tissues and the tapetum in some *Dipsacaceae*. Österr. bot. Zeitschr., 110, 5. — Chiarugi A. (1927). L'evoluzione delle cellule del tappeto e la formazione del periplasmodio in alcune *Asteraceae*. Nuovo giorn. bot. Ital., 34 : 783—828. — Davis G. L. (1966). Systematic embryology of Angiosperms. — Doll W. (1927). Beiträge zur *Dipsaceen* und Dipsaceen-ähnlicher Pflanzen. Bot. Arch., 17 : 107—147. — Erdtman G. (1945). Pollen morphology and plant taxonomy. III. *Morina* L. with an addition on pollenmorphological terminology. Svensk. Bot. Tidskr., 39, 2. — Juel H. O. (1915). Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. Jahrb. wiss. Bot., 56 : 337—364. — Lavialle P. (1926). Le développment de l'anthere et du pollen chez *Knautia arvensis* Coult. Comp. Rend. Acad. Sci., 182 : 77—79. — Mepham R. H., G. R. Lane. (1969). Formation and development of the tapetal periplasmodium in *Tradescantia bracteata*. Protoplasma, 68, 1—2. — Periasamy K., B. G. L. Swamy. (1966). Morphology of the anther tapetum of Angiosperms. Curr. Sci., 35, 17. — Razi B. A., K. Subramanyam. (1952). Embryology of the *Dipsacaceae*. I. Glands, the male and female gametophytes.

Proceed. Ind. Acad. Sci., 36, 6. — Risse K. (1926). Chromosomenzahlen und Periplasmodiumbildung in der Familie der *Dipsacaceae*. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 44 : 296—297. — Risse K. (1929). Beiträge zur Zytologie der *Dipsacaceae*. Bot. Arch., 23, 1—2. — Schnarf K. (1931). Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Strasburger E. (1882). Über den Bau und das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. — Strasburger E. (1889). Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. — Vijayaraghavan M. R., G. S. Sarveshwari. (1968). Embryology and systematic position of *Morina longifolia* Wall. Bot. Notiser., 121, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 II 1976.

УДК 581.132 : 58.036

Л. И. Егорова

КИНЕТИКА ФОТОСИНТЕЗА ПОСЛЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ ПОВЫШЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ

L. I. EGOROVA. KINETICS OF PHOTOSYNTHESIS AFTER HIGH TEMPERATURE TREATMENT

С помощью инфракрасного газоанализатора исследовался ход изменений фотосинтеза в листьях *Zea mays* и *Polygonum sachalinense* после кратковременного (10—15 мин.) воздействия высокой температуры. В листьях сахалинской гречихи после прогревания происходило прогрессирующее снижение интенсивности фотосинтеза, которое затем сменялось постепенным нарастанием скорости ассимиляции. В листьях кукурузы подобного снижения не обнаружено. В области температур, вызывающих обратимое подавление процесса ассимиляции, ход изменений фотосинтеза не зависел от степени подавления этого процесса прогреванием.

Известно, что результат повреждающего воздействия зависит от трех взаимосвязанных составляющих: от первичного повреждения объекта, вторичного деструктивного последействия и репараторной способности объекта (Александров, 1952). Следовательно, характер последействия повреждающего фактора зависит от соотношения протекающих в клетке деструктивных и восстановительных процессов. Несмотря на огромную роль, которую играет в жизни растений последействие различных неблагоприятных условий, в том числе и последействие высокой температуры, явление это еще мало изучено. В связи с этим в нашей работе была поставлена цель: исследовать характер последействия повышенной температуры на одну из наиболее чувствительных и легко репарируемых функций клетки — фотосинтез.

Работ, касающихся данного вопроса, очень мало. Основные результаты исследования последействия температуры на фотосинтез изложены в обзорах О. А. Семихатовой (1960) и Лархера (Larcher, 1973). Установлено, что при перенесении прогретых растений в благоприятные условия происходит реактивация фотосинтеза, скорость которой различна у разных видов и зависит от температуры и длительности прогревания. Однако лишь в нескольких работах прослежена кинетика восстановления фотосинтеза, подавленного прогреванием. Следует отметить, что зачастую измерения фотосинтеза проводились через длительные (сутки и более) промежутки времени (Montfort et al., 1957; Лютова, 1962а; Bauer, 1972). В ряде работ, правда, сделана попытка более подробно исследовать ход изменений фотосинтеза после прогревания (Лютова, 1962б; Семихатова и др., 1962; Семихатова, 1964; Benzioni, Itai, 1972), однако имеющихся данных еще недостаточно, чтобы понять закономерности последействия температуры на процесс ассимиляции.

Нас заинтересовало отмеченное некоторыми авторами прогрессирующее снижение интенсивности фотосинтеза, происходящее после прогревания. Так, при изучении динамики фотосинтеза листьев сахалинской гречихи после действия температуры 41° (90 мин.) Семихатова и др. (1962) обнаружили, что начальное уменьшение фотосинтеза до 50—60% от контроля сменяется более глубоким снижением его интенсивности, которое наступает постепенно через некоторое время после начала измерения. Снижение фотосинтеза длится 2—2.5 часа после прогревания, после чего он уже практически не обнаруживается. Однако это почти полное подавление фотосинтеза оказывается обратимым, и через 4—8 час. интенсивность фотосинтеза опытного листа достигает уровня контроля. Эти данные доказывают, что одновременно с процессами репарации в поврежденной клетке происходит частичное усиление повреждения.

Такое же прогрессирующее снижение интенсивности фотосинтеза на протяжении первых часов после 2-минутного прогревания при 48° было отмечено и у листьев табака (Benzioni, Itai, 1972).

В своей работе мы попытались детально исследовать кинетику фотосинтеза у двух видов растений после кратковременного воздействия повышенной температуры, измеряя интенсивность фотосинтеза при естественной концентрации CO_2 в воздухе.

Методика

Объектом исследования служил закончивший рост 1-й лист 10—18-дневных проростков кукурузы *Zea mays* L., а также высечки из листьев цветущих растений гречихи *Polygonum sachalinense* Schmidt площадью около 1 дм^2.

С помощью инфракрасного газоанализатора ОА-2210, включенного по дифференциальной схеме, у листьев измерялась исходная интенсивность фотосинтеза, затем пробы прогревались в течение 10 (кукуруза) или 15 (гречиха) мин. в темноте при повышенной температуре. После этого листья переносили в нормальные условия (23—24°), измеряли остаточный фотосинтез и далее прослеживали ход изменений фотосинтеза на протяжении 1—2 суток. Интенсивность освещения составляла 8000 лк.

Результаты и обсуждение

При исследовании последействия кратковременного погревания листьев на фотосинтез были поставлены опыты, в которых листья на протяжении 6—8 час. после воздействия высокой температуры освещались либо непрерывно, либо периодически (чередование 30 мин. света и 30—60 мин. темноты), при этом производилась непрерывная запись показаний газоанализатора. На рисунках приведены результаты типичных опытов.

После 10-минутного прогревания листьев кукурузы при температуре 42° интенсивность фотосинтеза снижалась примерно до 20—40% от исходного уровня. Измерение фотосинтеза на протяжении последующих 6—8 час. показало, что в зависимости от способности листьев к репарации теплового повреждения фотосинтеза либо происходит быстрое восстановление фотосинтеза (рис. 1, кривые *1*, *2*), либо скорость ассимиляции на протяжении этого промежутка времени остается неизменной (рис. 1, кривые *3*, *4*). Затем у тех же проб фотосинтез измерялся через 15 и более часов, в течение которых листья находились в темноте во влажной камере. За все время наблюдения вторичное снижение интенсивности фотосинтеза не происходило. Восстановленный же уровень фотосинтеза сохранялся еще длительное время (рис. 1, кривая *1*). Аналогичным был характер изменений интенсивности фотосинтеза и после прогревания листьев при температурах 43 и 44°.

Таким образом, при исследовании процесса реактивации фотосинтеза листьев кукурузы после кратковременного (10 мин.) воздействия высокой температуры (поставлено свыше 100 опытов) прогрессирующего снижения

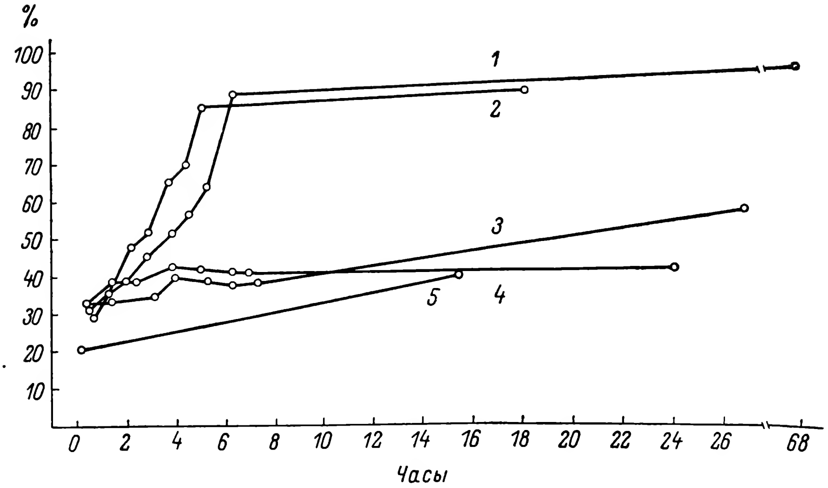


Рис. 1. Реактивация фотосинтеза у закончивших рост листьев *Zea mays* после 10-минутного прогревания при 42°.

Каждой точке на графике предшествует 30-минутное освещение (8000 лк) в периоды измерения фотосинтеза.

На оси ординат — интенсивность фотосинтеза (в процентах от исходного уровня), *на оси абсцисс* — время после прогревания.

скорости фотосинтеза не обнаружено. Ранее Семихатовой (1964) у этого же объекта определялась кинетика фотосинтеза после выдерживания листьев при температуре 38—39° от 1 до 8 час. Автор отмечает, что во всех случаях на протяжении периода измерения фотосинтеза (6 час.) его интенсивность возрастала.

На основании изложенных фактов можно сделать заключение, что в листьях кукурузы после примененного температурного воздействия процессы деструктивного последействия не затрагивают фотосинтез.

Иные результаты были получены при исследовании последействия температуры на фотосинтез листьев сахалинской гречихи.

После 15-минутного прогревания при температурах 41 и 43° у проб измерялся остаточный фотосинтез. Величина его значительно варьировала в разных опытах (у разных листьев). При повторном определении фотосинтеза, проведенном через 15—22 час. после прогревания, было обнаружено дальнейшее снижение его интенсивности. При этом у за-

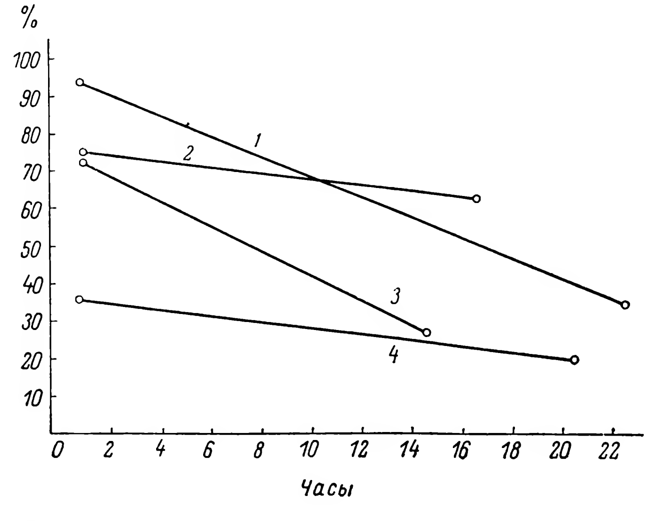


Рис. 2. Последействие 15-минутного прогревания при 43° на фотосинтез листьев *Polygonum sachalinense*.

Обозначение осей то же, что на рис. 1.

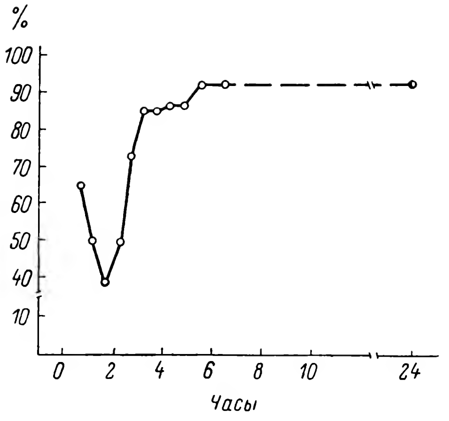


Рис. 3. Кинетика фотосинтеза листьев *Polygonum sachalinense* после 15-минутного прогревания при 41°.

После температурного воздействия листья освещались непрерывно в течение 6.5 часов. *Сплошной* линией показан ход изменений фотосинтеза при непрерывном освещении, *прерывистой* — в темноте.
Обозначение осей то же, что на рис. 1.

кончивших рост листьев снижение скорости ассимиляции было выражено в большей степени (рис. 2, кривые *1*, *3*), чем у растущих (рис. 2, кривые *2*, *4*). Как показано на рис. 2 (приведены результаты типичных опытов), у закончивших рост листьев через 15 час. после прогревания был зарегистрирован фотосинтез на 40% ниже остаточного, во втором случае (растущие листья) снижение составляло лишь около 15%.

В следующей серии опытов измерение интенсивности фотосинтеза проводилось непрерывно на протяжении 6—7 час. после прогревания. Как показано на рис. 3 и 4, в первые 2—4 часа после прогревания при температурах 41 и 43° происходит дальнейшее постепенное снижение интенсивности фотосинтеза. Уровень фотосинтеза понижается на 25—30% по сравнению с тем, который был зарегистрирован сразу после воздействия высокой температуры. Затем прогрессирующее уменьшение интенсивности фотосинтеза сменяется таким же постепенным подъемом; при этом у листьев, прогретых при температуре 41°, уже за время измерения (6 час.) происходит восстановление фотосинтеза почти до исходного уровня (рис. 3).

Измерения фотосинтеза были продолжены через 15—20 час. Оказалось, что интенсивность фотосинтеза, отмеченная через 20 час. после воздействия высокой температуры, зависела от того, когда было прекращено измерение фотосинтеза (а следовательно, освещение листьев). Если определение фотосинтеза прекращалось в период, когда наблюдалось дальнейшее снижение скорости ассимиляции (нисходящий участок кривой), то отмеченный через 20 час. уровень фотосинтеза был несколько меньше, чем зарегистрирован-

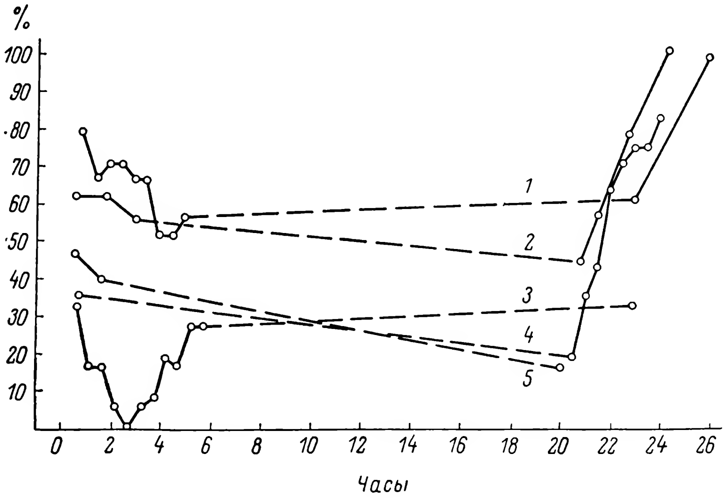


Рис. 4. Кинетика фотосинтеза листьев *Polygonum sachalinense* после 15-минутного прогревания при 43°.

Обозначения те же, что на рис. 1 и 3.

ный при предшествующем измерении (рис. 4, кривые *2*, *4*, *5*). Если освещение прекращалось в тот период, когда уже шло постепенное нарастание скорости ассимиляции (восходящий участок кривой), то дальнейшее снижение интенсивности фотосинтеза не происходило (рис. 4, кривые *1*, *3*). По-видимому, в листьях сахалинской гречихи в первые часы после воздействия высокой температуры превалируют процессы деструктивного последействия, которые и определяют характер изменений фотосинтеза в этот период. В дальнейшем скорость репараторных процессов, очевидно, увеличивается и происходит постепенное возрастание интенсивности фотосинтеза.

В случаях, показанных на рис. 4 кривыми *2*, *4*, *5*, очевидно, что после продолжавшегося в течение нескольких часов снижения скорости фотосинтеза также начинается процесс восстановления поврежденной функции, но вследствие малой скорости репарации в темноте интенсивность фотосинтеза еще не успевает подняться за исследуемый промежуток времени даже до уровня, отмеченного сразу после прогревания.

Освещение листьев в период, когда превалируют репараторные процессы, способствует более быстрому восстановлению фотосинтеза. На рис. 4 показано, что при освещении листьев через 20 час. после прогревания резко ускорялся процесс реактивации фотосинтеза. Положительное действие света на репарацию теплового повреждения фотосинтеза уже было отмечено нами в опытах на листьях кукурузы (Семихатова, Егорова, 1976).

Следует отметить еще один интересный факт. В наших экспериментах использовались листья сахалинской гречихи разного возраста, растущие и закончившие рост, и во всех случаях ход изменений фотосинтеза был аналогичным описанному, причем характер изменений скорости ассимиляции не зависел от степени подавления фотосинтеза прогреванием (рис. 4, кривые *1* и *3*).

Сопоставление наших данных с результатами опытов Семихатовой и др. (1962), выполненных также на листьях сахалинской гречихи, показало, что ход изменений фотосинтеза не зависит от длительности воздействия высокой температуры, так как прогревание в течение 15 и 90 мин. оказывало сходное последействие. Кроме того, оказалось, что прогрессирующее снижение интенсивности фотосинтеза после прогревания наблюдается как при естественной (0.03%), так и при повышенной (1.4%) концентрации CO_2 в воздухе; это доказывает, что температурное подавление ассимиляции не является следствием углекислотного лимитирования фотосинтеза.

Итак, прогревание при повышенной температуре оказывает различное последействие на кинетику фотосинтеза двух исследованных видов растений. В области температур, вызывающих обратимое подавление процесса ассимиляции, ход последующих изменений фотосинтеза не зависит от степени подавления процесса. В связи с этим большой теоретический и практический интерес представляют выявление и изучение факторов, определяющих скорость репарации теплового повреждения в растениях.

Автор выражает глубокую благодарность О. А. Семихатовой за руководство настоящей работой.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1952). Экспериментальный анализ понятия «чувствительность». Влияние температуры на повреждение клеток ультрафиолетовыми лучами. Изв. АН СССР, сер. биол., 4. — Лютова М. И. (1962а). Обратимость теплового подавления фотосинтеза и движения протоплазмы в изолированных листьях. Цитология, 4, 2. — Лютова М. И. (1962б). Влияние тепловой закалки на фотосинтез и дыхание листьев. Бот. ж., 47, 12. — Семихатова О. А. (1960). Последействие температуры на фотосинтез. Бот. ж., 45, 10. — Семихатова О. А. (1964). Интенсивность и динамика фотосинтеза молодых листьев кукурузы после различной длительности выдерживания их при высокой температуре. В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.—Л. — Семихатова О. А., Л. И. Егорова. (1976). Действие света на процесс реактивации фотосинтеза листьев кукурузы после воздействия высокой температуры. Бот. ж., 61, 3. — Семихатова О. А., В. С. Саакoв, Г. И. Горбачева. (1962). Изучение последействия температуры на интенсивность и динамику фотосинтеза *Polygonum sachalinense*. Тр. БИН АН СССР, сер. 4. Экспер. бот., 15. — Bauer H. (1972). CO_2-Gaswechsel nach Hitzestress bei *Abies alba* Mill. und *Acer pseudoplatanus* L. Photosynthetica, 4, 6. — Benzioni A., C. Itai. (1972). Short- and long-term effects of high temperatures (47—49° C) on tobacco leaves. I. Photosynthesis. Physiol. plantarum, 27, 2. — Larcher W. (1973). Limiting temperatures for life functios. In: Temperature and life. Berlin. Spriner-Verlag. — Montfort C., A. Ried, J. Ried. (1957). Abstufungen der funktionellen Wärmeresistenz bei Meeresalgen in ihren Beziehungen zum Umwelt und Erbgur. Biol. Zblt., 76, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 II 1976.

УДК 582.261.58 (571.511)

В. И. Михайлов

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РОДЕ *NITZSCHIA* HASS. (*BACILLARIOPHYTA*) В ВОДОЕМАХ ЗАПАДНОГО ТАЙМЫРА

V. I. MIKHAILOV. NEW DATA ON THE GENUS *NITZSCHIA* HASS. (*BACILLARIOPHYTA*) IN WATERS OF WESTERN TAIMYR

С помощью трансмиссионного электронного микроскопа изучены 18 видов рода *Nitzschia* Hass. (*Bacillariophyta*), два из которых приводятся впервые для СССР. Даны диагнозы видов водорослей, дополненные новыми сведениями об их морфологии и экологии.

Немало работ посвящено водорослям водоемов Крайнего Севера, однако на Таймыре альгологические исследования начаты сравнительно недавно (Грезе, 1942, 1957). Эти работы носили преимущественно гидробиологический характер и давали мало сведений о составе альгофлоры. Более подробные данные о водорослях водоемов, расположенных в районе Таймырского биологического стационара, имеются в работах, опубликованных в недавнее время (Ермолаев и др., 1971; Ермолаев, 1972). В первой работе приведен флористический список, содержащий 237 видов водорослей и среди них только один вид рода *Nitzschia*. Между тем, как показали наши исследования. некоторые виды *Nitzschia* часто играют немаловажную роль в фитоценозах таймырских водоемов.

Следует отметить, что все предыдущие исследования альгофлоры арктических водоемов базировались на данных световой микроскопии, поэтому некоторые виды с тонкой структурой (и среди них представители *Nitzschia*) не были обнаружены.

Материалом для настоящей статьи послужили сборы, сделанные в июле—августе 1974 г. в районе Таймырского биологического стационара и в близлежащих местах. Краткие характеристики и схема расположения находящихся здесь водоемов даны в работе В. И. Ермолаева и др. (1971). Пробы брались из различных местообитаний по методике, общепринятой в полевых альгологических исследованиях. Материал фиксировался иоднокислым формалиновым фиксатором (Кузьмин, 1971). Собранная коллекция составляет 105 проб планктона, бентоса и обрастаний из водоемов Таймыра. Предварительный просмотр образцов осуществляли в световом микроскопе, и наиболее интересные по составу видов пробы отбирали для электронномикроскопического изучения. Фотографии всех видов сделаны в чешском электронном микроскопе Tesla BS-242 при увеличении в 1600 и 2600 раз.

Диатомовые водоросли, среди которых заметное место занимают виды *Nitzschia*, являются доминирующей группой в фитопланктоне северных широт (Гецен, 1966, 1970). На Таймыре во время наших исследований также наблюдалось большое видовое разнообразие диатомей, причем альгологические группировки бентоса и обрастаний почти целиком с стояли из пеннатных диатомовых, относящихся к родам *Synedra*, *Achna thes*, *Navicula*, *Gomphonema*, *Epitemia*, *Rhopalodia*, *Nitzschia* (класс *Pe natophyceae*). Все перечисленные водоросли развивались почти одновр менно. Эта особенность вегетации водорослей в водоемах северных широ по мнению ряда авторов, объясняется влиянием сурового климата Арктик (Ретовский, 1935; Богоров, 1938; Грезе, 1957; Гецен, 1970).

Другой особенностью северной альгофлоры считается ее обедненнос бореальными видами (Gessner, 1955; Грезе, 1957; Кукк, 1965). Так, ря видов *Nitzschia*, широко распространенных в водоемах бореальной зон на Таймыре либо отсутствует, либо представлен единичными экземпл рами. Например, виды *N. palea* и *N. kuetzingiana*, повсеместно распростр ненные в средней полосе СССР, на Таймыре нами отмечались крайн редко, а *N. sigma* и *N. vermicularis* совсем не найдены.

По видовому составу род *Nitzschia* наиболее богато представлен в бе тосе и особенно в обрастаниях мхов и осок прибрежья изученных водо мов. Это можно объяснить более благоприятными экологическими усл виями на мелководьях, лучшей прогреваемостью воды и наличием берег вого стока, с которым поступают биогенные элементы. В планктоне ж виды рода *Nitzschia* не найдены. Вследствие этого даже такие типичн планктонные виды средних широт, как *N. acicularis* и *N. subtilis*, найден только в обрастаниях.

Интересно, что арктические виды занимают незначительное место сред представителей рода. Как самый массовый вид *Nitzschia* в исследованны водоемах отмечен *N. fonticola*. С помощью электронного микроскопа уда лось обнаружить у него значительное разнообразие внутривидовых форм Этот факт согласуется с нашими данными о водорослях Волжских водое мов, где наблюдалась подобная же политипичность наиболее массовы видов (Михайлов, 1975). Это явление можно объяснить экологической ла бильностью вида, что обеспечивает его приспособление к разнообразны изменениям среды.

Своеобразный комплекс видов *Nitzschia* найден в обрастаниях мхо озерка, образовавшегося из залитого водой полигонального болота. Здес найдены солоноватоводные представители рода: *N. polaris*, *N. turgidula* *N. heimii* (о возможных причинах возникновения этого комплекса сказан в примечаниях к диагнозам видов, приведенным ниже).

Диагнозы видов составлены с учетом данных электронной микроскопии

Nitzschia denticula var. *baicalensis* Skv.

(Табл. I, *1*, см. вклейку)

Створки линейно-ланцетные, со слегка головчатыми концами, 80 мк дл., 5 мкм шир. Киль слабо выражен, килевых точек 8, штрихов 24 в 10 мкм.

Пресноводный. Найден в обрастаниях осоки на мелководье оз. Большое.

N. polaris Grun.

(табл. I, *2*, *3*)

Створки линейные, с тупыми концами, 45—50 мкм дл., 5 мкм шир. Киль умеренно эксцентрический, килевых точек 12 в 10 мкм. При большом увеличении ясно видна структура канала-шва с узкой продольной щелью. Штрихов 32 в 10 мкм, ареолы полигональной формы.

Индифферент. Найден в обрастаниях осок и в стоках с ледника.

N. frigida Grun.

(табл. I, *4*, *5*)

Клетки иногда соединены в разветвленные колонии. Створки линейно-ланцетные, с тупо закругленными концами, 35—40 мкм дл., 3.5 мкм шир. Килевых точек 13—14, штрихов 32—36 в 10 мкм.

Индифферент. Найден в стоках с ледника, на нижней поверхности льдин в оз. Большое, и в обрастаниях мхов на полигональном болоте.

N. dissipata (Kütz). Grun.
(табл. I, *6*)

Створки линейно-ланцетные, постепенно суженные к тупым концам, 20—25 мкм дл., 2.5—3 мкм шир. Киль умеренно эксцентрический, килевых точек 16. Штрихи крайне нежные, 68 в 10 мкм.

Пресноводный вид, широко распространен в СССР. На Таймыре найден в ручьях Красивый и Останцовый.

N. acuta Hantzsch
(табл. I, *7*)

Створки линейно-ланцетные, концы слегка головчатые, длина 80—110 мкм, ширина 4 мкм.

Пресноводный вид, широко распространен в СССР. Найден в обрастаниях водных мхов озер Второе Северное и Круглое.

Примечание. Характерной особенностью вида является неравномерность интервалов между килевыми точками.

N. amphibia Grun.
(табл. II, *1*, см. вклейку)

Створки овально-ланцетные, с тупо закругленными концами, 20 мкм дл., 4—5 мкм шир. Структура грубая, килевых точек 11, штрихов 18 в 10 мкм.

Индифферентный вид. Найден в обрастаниях на поверхности камней в р. Неура.

N. frustulum var. *subsalina* Hust.
(табл. II, *4*)

Створки широколинейные, со слегка головчатыми концами, 15—20 мкм дл., 3.5—4 мкм шир. Структура довольно грубая. Килевых точек 14, штрихов 28 в 10 мкм.

Индифферентный вид. Единичные находки в бентосе озера Первое Северное.

N. subtilis (Kütz.) Grun.
(табл. II, *2*)

Створки линейно-ланцетные, узкие, с остро закругленными концами, 52—64 мкм дл., 2.5 мкм шир. Килевых точек 9—10, штрихов 30 в 10 мкм.

Пресноводный вид, широко распространен в СССР. Найден в бентосе и обрастаниях оз. Пятачок.

N. intermedia Hantzsch
(табл. II, *3*)

Створки линейно-ланцетные, с закругленными концами, 60—65 мкм дл., 4—5 мкм шир. Килевых точек 6—7, штрихов 18 в 10 мкм.

Пресноводный вид. Найден в выжимках из сфагновых мхов и в ручьях ледникового происхождения.

Примечание. Шенфельд (Schönfeld, 1907) рассматривает данный вид как разновидность *N. subtilis.* Однако, как видно из наших электронных микрофотографий, *N. intermedia* отличается более грубой структурой панциря и крупными ареолами.

N. romana Grun.
(табл. II, *5*)

Створки ланцетные, относительно широкие, с коротко оттянутыми, слегка головчатыми концами, 35 мкм дл., 4 мкм шир. Килевых точек 11, штрихов 33 в 10 мкм.

Пресноводный, космополитический вид. Найден в обрастаниях на сине-зеленых водорослях *Nostoc* в озере Второе Северное, а также в выжимках из сфагновых мхов.

Примечание. Структура очень нежная; некоторая неравномерность в распределении пор в штрихе.

N. fonticola Grun.
(табл. III, *1—6*, см. вклейку)

Створки ланцетные, с закругленными, иногда слегка головчатыми концами, 9—30 мкм дл., 2.5 мкм шир. Килевых точек 9—20, штрихов 27—63 в 10 мкм. Отношение (k) числа штрихов к числу килевых точек равно 3. Ареолы круглые, 6—7 в поперечном ряду створки.

Пресноводный вид, широко распространен в СССР. На Таймыре найден в исследованных водоемах всех типов, часто в значительных количествах. Эпифитобионт, встречается чаще в составе обрастаний.

Примечание. Вид близок по морфологии к *N. palea* и *N. kuetzingiana*. Обладает большой морфологической пластичностью и является наиболее характерным видом рода *Nitzschia* в водоемах Таймыра.

На примере этого вида находит подтверждение закономерность постоянства отношения числа штрихов к числу килевых точек, ранее обнаруженная нами у такого же полиморфного вида *N. kuetzingiana* из Рыбинского водохранилища.

У *N. fonticola* наблюдается значительная изменчивость таких основных систематических признаков, как длина створки, число штрихов и килевых точек в 10 мкм; это уменьшает их таксономическую значимость при определении подобных видов. Однако отношение (k) является константным признаком; поэтому мы используем его в качестве самостоятельного диагностического признака для таких полиморфных видов.

N. palea (Kütz.) W. Sm.
(табл. III, *7*, *8*)

Створки линейно-ланцетные, с коротко оттянутыми, клиновидными концами, 30—40 мкм дл., 3.2 мкм шир. Киль эксцентрический, килевых точек 10, штрихов 25 в 10 мкм. k=2.5. Ареолы круглые.

Индифферентный вид, широко распространен на территории СССР. Является хорошим индикатором α-мезосапробной зоны загрязнения с индикаторным весом 5 (Материалы совещания руководителей. . ., 1971).

Найден в составе обрастаний в торфяных озерах, мочажинках и мелких озерах.

N. kuetzingiana Hilse

Створки ланцетные, с коротко оттянутыми, острозакругленными концами, 13—25 мкм дл., 2.2—3 мкм шир. Киль эксцентрический, килевых точек 11—15, штрихов 25—44 в 10 мкм.

var. *kuetzingiana*
(табл. III, *10*)

Створки 25 мкм дл., 3 мкм шир. Килевых точек 11, штрихов 25 в 10 мкм, k=2.2 Ареолы круглые.

var. *exilis* Grun.
(табл. III, *9*)

Створки 13 мкм дл., 2.2 мкм шир. Килевых точек 15, интервал между срединными килевыми точками больше других. Штрихов 44 в 10 мкм. k=2.9. Ареолы полигональные.

Широко распространенный вид, индифферент. Найден в обрастаниях на водяных мхах в озере Первое Северное и в ручье Красивый.

Примечание. От экземпляров из средней полосы СССР, ранее изученных нами (Михайлов, 1975), обе разновидности отличаются несколько более грубой структурой створки, однако отношение числа различных структурных элементов (k) у тех и других одинаковое, что свидетельствует о большом постоянстве данного признака.

N. gracilis Hantzsch
(табл. II, *6*)

Створки узколанцетные, с оттянутыми, головчатыми концами, 60—70 мкм дл., 3 мкм шир. Килевых точек 14, штрихов 42 в 10 мкм. Ареолы полигональные.

Пресноводный, факультативно-планктонный вид. Широко распространен в СССР. Найден в планктоне оз. Пятачок и в обрастаниях на деревянных предметах в ручье Красивый.

N. turgidula Hust.
(табл. IV, *1*, см. вклейку)

Створки линейно-ланцетные, посредине едва заметно расширены, 48—56 мкм дл., 3 мкм шир. Концы клиновидно закруглены. Киль хорошо выражен, килевых точек 12—16, штрихов 20—28 в 10 мкм. k=1.7. Интервал между срединными килевыми точками больше, чем между остальными. Структура грубая, между поперечными ребрами на промежуточной мембране видны два ряда ареол.

Солоноватоводный, арктический вид (Hustedt, 1958).

В СССР отмечен впервые. Найден в составе обрастаний мхов и осок небольшого полигонального болота, посещаемого леммингами.

Примечание. Двойной ряд ареол встречается также у некоторых видов *Fragillariopsis*, что еще раз свидетельствует о большей общности с родом *Nitzschia* (Hasle, 1972).

N. heimii Manguin
(табл. IV, *2*, *3*)

Створки линейные, с клиновидно закругленными концами, 76—80 мкм дл., 5 мкм шир. Килевых точек 15, штрихов 24 в 10 мкм. k=1.6. Ареолы расположены в два 'ряда.

В СССР ранее не отмечался. Найден в составе обрастаний мхов и осок полигонального болотца.

Примечание. Вид близок к *N. turgidula*. Отличается от последнего более тонкой структурой панциря. Ареолы в рядах расположены более упорядоченно, чем у *N. turgidula*. По числу структурных элементов и внешнему виду найденные экземпляры соответствуют отмеченным Хасле (Hasle, 1965).

Интересно, что в залитом водой полигональном болотце, где найден данный вид, сложился своеобразный комплекс, куда входят в основном солоноватоводные виды *N. turgidula*, *N. frigida*, *N. polaris*. Вероятно, это связано с засолением почвы на месте болотца, а также с повышенной концентрацией биогенных элементов, обусловленной частыми визитами леммингов.

N. acicularis W. Sm.
(табл. IV, *4*)

Панцирь тонкий, веретеновидный. Створки с оттянутыми концами, 65—80 мкм дл., 3—3.5 мкм шир. Килевых точек 14, штрихов 40 в 10 мкм.

Индифферентный вид, широко распространен в СССР. Хороший индикатор α-мезосапробной зоны загрязнения. Найден в обрастаниях оз. Большое и Первое Северное. Этот вид отмечался на Таймыре Ермолаевым и и др. (1971).

В результате проведенных исследований в изученных водоемах обнаружено 18 видов *Nitzschia*, два из которых — *N. turgidula* и *N. heimii* — новые для СССР.

Вызывает интерес находка на Таймыре комплекса видов, характерных для солоноватоводных водоемов: *N. polaris*, *N. turgidula*, *N. heimii*, которые в пресных водах ранее не отмечались.

Все изученные виды, за исключением *N. acicularis*, приводятся для Таймыра впервые.

Вид *N. fonticola*, характеризующийся большой морфологической изменчивостью, является самым массовым среди найденных видов *Nitzschia* в исследованных водоемах.

В большом числе виды рода *Nitzschia* присутствовали в обрастаниях и бентосе прибрежья озер, а в планктоне встречались крайне редко. Видовой состав рода в водоемах Таймыра имеет некоторую общность со средней полосой, что согласуется с литературными данными, но вместе с тем обладает своеобразием, выражающимся в присутствии арктических видов.

ЛИТЕРАТУРА

Богоров В. Г. (1938). Биологические сезоны полярного моря. ДАН СССР, 19, 8. — Гецен М. В. (1966). Материалы по альгофлоре системы тундровых озер. В кн.: Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. — М. — Гецен М. В. (1970). О гетерогенности альгофлоры тундровых озер. В кн.: Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар. — Грезе В. Н. (1942). Планктон реки Пясины. Зоол. ж., 21, 4. — Грезе В. Н. Основные черты гидробиологии озера Таймыр. Тр. Всес. гидробиол. общ. АН СССР, 8. — Ермолаев В. И. (1972). Продуктивность фитопланктона реки Пясина у пос. Тарея (Западный Таймыр). Гидробиол. ж., 8, 6. — Ермолаев В. И., Г. Д. Левадная, Т. А. Сафонова. (1971). Альгофлора водоемов окрестностей Таймырского стационара. В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, Л. — Кузьмин Г. В. (1971). Фитопланктон Шекснинского водохранилища и сопредельной ему акватории Рыбинского. Канд. дисс. БИН АН СССР. Л. — Кукк Э. Г, (1965). О распространении синезеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды. В кн.: Экология и физиология синезеленых водорослей. М.—Л. — Материалы совещания руководителей водохозяйственных органов стран—членов СЭВ (1971), М. — Михайлов В. И. (1975). О морфологической изменчивости двух видов рода *Nitzschia*, обрастающих колонии планктонных синезеленых водорослей. Бот. ж., 60, 3. — Ретовский Л. О. (1935). Микрофауна пресных водоемов Новой Земли и Земли Франца-Иосифа. Тр. Арктич. инст., 14. — Gessner F. (1955). Hydrobotanik. — Hasle G. R. (1965). *Nitzschia* and *Fragillariopsis* species studied in the light and electron microscopes, II. The group *Pseudonitzschia*. — Hasle G. R. (1972). *Fragillariopsis* Hust. as a section of the genus *Nitzschia* Hass. Beihefte zur Nova Hedv., 39.— Hustedt F. (1958). Diatomeen aus der Antarktis und dem Südatlantik. Deutsche Antarktische Expedition 1938/39. II. — Schönfeld H. (1907). Die Deutschen Diatomeen des Süsswassers und des Brackwassers.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 XII 1975.

УДК 582 29 : 581.526.53 (571.56)

М. Н. Караваев

О СОСТАВЕ СИНУЗИИ НАПОЧВЕННЫХ ЛИШАЙНИКОВ В РЕЛИКТОВЫХ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЯКУТИИ

M. N. KARAVAYEV. ON THE COMPOSITION OF SYNUSIUM OF SOIL LICHENS IN RELIC STEPPE COMMUNITIES OF YAKUTIA

Рассматривается состав напочвенных лишайников в степных сообществах Западной, Центральной и Северо-Восточной Якутии. Наибольшее разнообразие лишайников при значительной общности их состава с зональными степями, а также североамериканскими прериями наблюдается в «полупустынных» и некоторых других степных сообществах Центральной и Западной Якутии, в горные степи бассейна р. Индигирки заходят и таежно-тундровые виды лишайников.

Специальные систематические и экологические исследования степных лишайников в Якутии фактически никто до сих пор не проводил. Напротив, таежные, тундровые и гольцово-арктические, в особенности листоватые и кустистые, лишайники изучены со значительной полнотой. Это различие объясняется тем, что степные сообщества Якутии занимают ничтожную площадь, а более планомерное их изучение началось лишь в 40-х годах нашего века. Кроме того, большинство растущих здесь видов лишайников принадлежит накипным формам, определение которых доступно лишь узкому кругу специалистов-лихенологов, что также затрудняет работу геоботаников.

Занимаясь с 40-х годов изучением флоры и растительности Якутии, и в частности степных сообществ, я имел возможность сделать некоторые наблюдения над составом и структурой синузий напочвенных степных лишайников. Из различных районов Якутии (центральных и северо-восточных) был собран ряд образцов. К сожалению, сборы были заведомо неполные и имели несколько случайный характер. Сложную работу по определению лишайников взяли на себя в основном А. Н. Окснер и частично В. П. Савич, а отдельные образцы листоватых и кустистых лишайников определены В. С. Говорухиным. По сообщению Окснера, якутские лишайники оказались крайне интересными для науки, среди них обнаружен ряд новых видов, до сих пор не описанных (многие виды общие с Центральной Азией и Памиром). Окснер неоднократно обещал посвятить степным лишайникам Якутии специальную статью, но, к сожалению, не успел ее написать.

Учитывая большой интерес, который представляют сведения о степных лишайниках для дальнейшего изучения степных сообществ Якутии, я считаю целесообразным, невзирая на неполноту наших материалов, опубликовать имеющиеся данные. Моя задача заключается в установлении приуроченности некоторых видов лишайников к различным типам степей. Составление же полных критических списков видов — дело специалистов-лихенологов.

В степных и пустынных зонах СССР видовой состав и обилие видов лишайников закономерно изменяются — от луговых степей на севере до пустынь и полупустынь на юге (Лавренко, 1940). Однако в условиях Якутии, вне степной зоны, степные сообщества строго экстразональны, как и входящие в них синузии лишайников. Поэтому ксерофильные напочвенные виды лишайников, как и фрагменты степей, распространены спорадически среди господствующей в ландшафте тайги, и только в наиболее засушливых районах Якутии. Мною выявлены районы наибольшей концентрации фрагментов степей: Лено-Олекминский (Западная Якутия), Центрально-Якутский, Верхоянский, Индигирский (Караваев, 1965). В дальнейшем я остановлюсь более подробно лишь на Лено-Олекминском, Центрально-Якутском и частично Индигирском районах, которые удалось посетить. Первые разрозненные сведения о находках степных лишайников в Якутии имеются в работах Р. И. Аболина (1929), Т. А. Работнова (1936), М. И. Ярового (1939), А. Н. Окснера (1939—1940); в них приводится всего несколько видов из Центрально-Якутского и Яно-Индигирского районов, а именно: *Dermatocarpon hepaticum* Th. Fr., *Psora decipiens* Hoffm., *Endocarpon pusillum* Hedw., *Parmelia ryssolea* (Ach.) Nyl. и столь обычная в Якутии *Parmelia vagans* Nyl. Немногочисленные данные, которые содержатся в более поздних публикациях, будут учтены ниже при характеристике напочвенного покрова различных типов степей.

Разнообразие степей Якутии может быть сведено к следующим основным типам, перечисленным начиная с наиболее ксерофитных вариантов: «опустыненные» («полупустынные»), настоящие, луговые, литофильные и «субальпийские» (подгольцовые).

Как известно, максимальное видовое разнообразие и обилие степных лишайников свойственны сообществам полупустынного типа, т. е. наиболее распространены в условиях высокой инсоляции и сухости (Томин, 1926; Келлер, 1926; Лавренко, 1940); аналогичную картину мы наблюдаем в пределах Якутии, где особенно интересными в этом отношении оказались «полупустынные степи». По нашим данным, они лучше всего представлены в долине р. Лены вблизи г. Олекминска на западе Якутии. Здесь, на левом берегу реки на протяжении нескольких десятков километров от устья р. Бирюк и до Олекминска, имеются выходы красных мергелистых кембрийских глин и доломитов. Субстратом этих степей служат изъеденные водной эрозией и частично деформированные микрокриогенными процессами толщи красноцветных глин или мелкоземисто-каменистый делювий высоких безлесных южных склонов. «Полупустынные степи» представлены рядом ассоциаций: тересkенoво-ломкоколосковой (с *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski, *Eurotia lenensis* Kum., *Sibbaldianthe adpressa* (Bunge) Juz.); копеечниково-ломкоколосковой (с *Hedysarum gmelinii* Ledeb.); флойодикарпусово-ломкоколосковой (с *Phlojodicarpus sibiricus* s. l.) и качимово-ломкоколосковой (с *Gypsophila patrinii* Serg.) и ломкоколосково-ковыльной (со *Stipa decipiens* P. Smirn.). Сомкнутость травяного покрова колеблется в пределах 10—20%; на поверхности почвы между высшими растениями неравномерно разбросаны пестро окрашенные лишайники. Обилие их уменьшается при увеличении скелетности почв и интенсивности их размыва. Для примера можно указать, что на участке с терескеном около пос. Кятки на красноцветной почве в напочвенном покрове были отмечены *Parmelia vagans*, *Diploschistes scruposus* (L.) Norm., *Placodium lentigerum* var. *glaucum* Tom., *Psora saviczii* Tom., *Fulgensia bracteata* Räs., *Toninia candida* (Web.) Th. Fr. (Караваев, 1955).

Всего в «полупустынных степях» с ломкоколосником в этом районе найдены следующие виды: *Parmelia vagans*, *Placodium lentigerum* var. *glaucum*, *Fulgensia bracteata*, *Lecanora* sp., *Diploschistes scruposus*, *Endocarpon* sp., *Psora saviczii*, *P. decipiens*, *Toninia candida*, *Dermatocarpon* sp. и *Xanthoria elegans* Th. Fr. — последний вид указан В. Б. Куваевым (1957). Помимо Олекминской лесостепи, «полупустынные степи» нами исследованы в Центральной Якутии, в основном в долине р. Лены (Якутская долинная лесостепь) и на Лено-Амгинском междуречье. Участки степных ассоциаций подобного типа расположены на крутых склонах берегов крупных долин, редко — по бровкам крупных сухих аласов (термокарстовых депрессий) и еще реже — на водораздельных плоских участках. Здесь также доминируют ломкоколосковые группировки, однако иного флористического состава, с участием таких субдоминантов, как *Artemisia pubescens* Ledeb., *Carex duriuscula* C. A. Mey., местами *Agropyron cristatum* Gaertn., *Koeleria gracilis* Pers. Участки, как правило, небольшие — от ста до нескольких тысяч квадратных метров, субстратом служат элювий юрских песчаников или лёссовидные суглинки. Приведем следующий пример. На склонах долины р. Лены в ее расширенной части в районе Якутска напочвенный покров ломкоколосково-гребенчатопырейно-полынных сообществ довольно беден; кроме многочисленных пластинок синезеленых водорослей и угнетенных единичных куртинок мха *Tortula* sp., имеются пятна *Parmelia vagans* (до 10% покрытия), *Endocarpon* sp., местами же (где меньше нарушена почва) — *Dermatocarpon hepaticum*, *Diploschistes scruposus*, *Psora decipiens* и др.; преимущественно на мелких обломках песчаников видны оранжево-желтые слоевища *Caloplaca flavovirescens* (Wulf.) D. Torre et Sarnth., *Candelariella aurea* (Hoffm.) A. Z. и *Buellia epipolia* (Ach.) Mong. Наиболее интересными оказались ровные участки с пятнами «полупустынных степей» на плато Лено-Амгинского междуречья среди лесостепного ландшафта Чурапча-Черкех. Здесь сохранились почти не затронутые пожаром и пастьбой участки сложных черноземно-солонцеватых комплексов с «вкраплениями» типичных солонцов. Травостой очень пестрый, заросли кустарников чередуются с мелкими участками лугостепей, дерновинно-злаково-разнотравными, полынно-корневищноосочковыми и ломкоколосково-осочковыми ассоциациями. Здесь весьма обильны лишайники, такие как: *Diploschistes scruposus*, *Parmelia vagans*, *Cladonia degenerans* (Floerk.) Spreng., *Rinodina* sp., *Parmelia ryssolea*, *Acorospora schleicheri* (Ach.) Mass., *Dermatocarpon cinereum* (Pers.) Th. Fr., *Toninia coeruleonigricans*. Много пластинок синезеленых водорослей, появляются степные виды гастеромицетов (Бенуа, 1927).

Значительно бо́льшую площадь занимают различные группы формаций типичных степей — дерновиннозлаковых, бедноразнотравных и богаторазнотравных. Из этих мест у нас имеются лишь заведомо неполные сборы напочвенных лишайников. Например, изученные нами ковыльные степи со *Stipa decipiens*, доходящие на северо-востоке Якутии до г. Верхоянска, с сильно разреженным травостоем оказались весьма бедны видами лишайников. Почти на всех участках присутствует *Parmelia vagans*, редко *P. ryssolea* и *P. centrifuga*. На солонцеватых почвах Лено-Амгинского междуречья среди ковыльников отмечены *Toninia* sp. и *Diploschistes scruposus* и другие виды (Иванова, Перфильева, 1972; Караваев, Скрябин, 1973). Широко представлены и различные варианты мелкодерновинных степей с ленским типчаком, степным мятликом и тонконогом, в которых в том или ином обилии можно обнаружить широко распространенную *Parmelia vagans* (Аболин, 1929). С увеличением солонцеватости почв возрастает и разнообразие видов лишайников, появляются *Diploschistes scruposus*, *Toninia candida*, *Caloplaca* aff. *pyracea* (Ach.) Th. Fr., *Psora subiformis* Th. Fr., *P. globifera* Mass., *Parmelia ryssolea* и ряд не определенных нами видов.

Что касается состава лишайников в богаторазнотравных настоящих степях, то мы располагаем данными лишь о крайне интересной эндемичной формации овсецовых степей северо-восточной Сибири с *Helictotrichon krylovii* (Pavl.) Henrard. Эта формация в Центральной Якутии отмечена только в долине р. Лены. Описанные участки расположены на ровной поверхности у кромки коренного берега. Здесь среди травостоя, на голой черноземной почве видны небольшие серые корочки лишайников: *Parmelia vagans*, *Diploschistes*, *scruposus*, *Toninia candida*, *T. coeruleonigricans*, *Psora* sp., *Rinodina* sp., *Peltigera rufescens* (Weis.) Humb., *Cladonia crispata* и *Cetraria cucullata* L. Мхи единичны (Караваев, 1958).

Особый интерес представляет растительность солонцов на древних террасах речных долин: полынно-осочковая ассоциация с *Artemisia frigida*, *A. pubescens*, *Carex duriuscula*, полынно-тонконоговая, а также вострецово-осочковая. В подобных сообществах покрытие корочек накипных лишайников достигает 30—40%. Преобладают *Diploschistes scruposus*, *Toninia candida*, *Psora decipiens*, частично *Aspicila* sp., *Collema* sp. и *Buellia canescens* (г. Олекма, мергелистые глины).

В наиболее мезофитных вариантах сообществ луговых степей лишайники практически полностью отсутствуют. Почва здесь сильно задернована, и вместо лишайников встречаются отдельные виды мхов.

Теперь нам осталось рассмотреть последний район островных степей— Яно-Индигирский (Караваев, Скрябин, 1971). Наши данные о распространении в нем степных лишайников крайне ограничены и относятся только к средней части р. Индигирки. Типичные степные участки занимают нижние части склонов долин рек, реже — сухие речные террасы. Массовое распространение в бассейнах рек Яны и Индигирки получают мелкодерновинные типчаково-разнотравные, типчаково-разнотравно-полынные и мятликово-разнотравные, реже осочковые степные сообщества; в них постоянно присутствует *Parmelia vagans*, а ближе к кромке леса к ней присоединяется таежно-тундровый вид *Cetraria cucullata* (Караваев, Добрецова, 1964; Перфильева, 1974). Кроме того, из этих мест имеются случайные сборы и еще некоторых лишайников — *Parmelia ryssolea*, *Collema* sp., *Dermatocarpon pusillum*, *D. hepaticum* (Яровой, 1939) — и ряда не определенных видов. На участке с *Carex duriuscula* и *Artemisia pubescens* на р. Нере (притоке р. Индигирки) найдена еще *Acorospora schleicheri*. Помимо этого, имеются данные и по горным овсецовым степям (более мезофитным), где обнаружены довольно разнообразные лишайники: *Parmelia vagans*, *P. ryssolea*, *P. centrifuga*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata* (у кромки леса), а также *Diploschistes scruposus* и *Endocarpon pusillum* (Караваев, Скрябин, 1971).

В горных мезофитных лугостепных сообществах, обычно представленных литофильными вариантами, степные виды лишайников не найдены. В напочвенном покрове присутствуют таежно-тундровые виды (*Cladonia*, *Cetraria*, *Aleotoria*, *Peltigera* sp. var.), мхи довольно обильны. Этим данные формации хорошо отличаются от равнинных луговых степей Центральной и Западной Якутии, где лишайники, как правило, отсутствуют, а мхи крайне малочисленны.

Изучение субальпийских (подгольцовых) степных сообществ (1000—1100 м над ур. м.), распространенных у верхней границы леса, показало, что по набору лишайников они мало отличаются от примыкающих к ним участков горных редколесий и тундр.

Исследуя экологию лишайников, нельзя не обратить внимание на то, что большинство таежных видов не заходит на участки с черноземными почвами и степной растительностью, несмотря на непосредственную близость степных сообществ к лесным опушкам. Исключение составляют лишь единичные виды, и в первую очередь *Cetraria cucullata*, которую можно нередко наблюдать в небольшом количестве среди степного травостоя несколько мезофитного облика, преимущественно в горных районах (Перфильева, 1974). О причинах этого можно судить на основании данных Работнова (1936), показавшего, что все исследованные им таежные виды лишайников в Южной Якутии встречаются только на кислых почвах (pH=3—4), и лишь *C. cucallata* может переносить pH, близкий к нейтральному.

Следует обратить внимание на еще один интересный вопрос, связанный с проблемой азиатско-североамериканских степных связей. Установлено, что между степными сообществами Якутии и североамериканскими прериями существуют тесные флористические связи: в них имеется немалое число общих или близкородственных видов высших растений, много общих родов (Юрцев, 1962; Караваев, 1963, 1965, 1968). Интересно попытаться обнаружить подобные связи и среди степных лишайников обоих континентов. Статья американского лихенолога Лумана (Looman, 1964) содержит ценные данные о распространении некоторых лишайниковых группировок в североамериканских прериях. Бросается в глаза наличие ряда общих или корреспондирующих видов в так называемой ассоциации Parmelietum chlorochroa, характерной для типичных прерий. На карбонатных оголенных почвах с сильно изреженным травостоем (до 50% проективного покрытия) отмечены *Parmelia chlorochroa* Tuck. (*P. vagans* s. l.), *Dermatocarpon hepaticum*, *Endocarpum pusillum*, *Collema* sp. (cf. *C. tenax*), *Toninia coeruleonigricans*, *Fulgensia bracteata* s. l. (cf. *F. fulgens*), *Lecanora epibryum*, *Rinodina nimbrosa* s. l. и *Acorospora schleicheri*.

При дальнейшем изучении лихенофлоры Якутии число подобных примеров неминуемо умножится. В Северной Америке, так же как и в Якутии, лишайники степной экологии приурочены к типам настоящих прерий и ареалы их примерно совпадают. По данным Лумана, северная граница подобной лишайниковой «ассоциации» примерно совпадает с северной границей прерий Канады в провинциях Альберта и Саскачеван. К большому сожалению, автор статьи нигде не указывает, в каких степных формациях он обнаружил «ассоциации» лишайников и на каких типах почв.

В заключение Луман делает интересный вывод о наличии евразиатско-американских степных связей в лихенофлоре. Однако при этом он почему-то не использовал специальной литературы по Советскому Союзу, а для своего заключения привлек лишь западноевропейский материал. Он пишет даже, что ему мало известно о распространении ассоциаций лишайников в Центральной и Восточной Сибири, где они в будущем также могут быть обнаружены.

В своей статье мы постарались частично заполнить этот пробел. Несмотря на заведомо неполные материалы по экологии степных лишайников, приведенные нами, все же можно сделать предварительные выводы.

1. Степные лишайники в Якутии приурочены к определенным почвенно-климатическим природным районам с наиболее ксерофитными типами степной растительности; на севере они доходят до полярного круга.

2. Наибольшее видовое разнообразие и обилие лишайников наблюдаются в пределах фрагментов «полупустынных» и настоящих степей, в особенности на солонцах, солонцеватых почвах и гипсоносных глинах.

3. Водная эрозия, микрокриогенные процессы в почве, в особенности на крутых склонах, низовые пожары и интенсивная пастьба вызывают разрушение лишайникового покрова.

4. В напочвенном ярусе мезофитных лугостепных сообществ лишайники практически отсутствуют.

5. Наличие во флоре Якутии типичных паннонско-понтийских среднеазиатских видов является еще одним доказательством реликтового происхождения некоторых элементов флоры и растительности Якутии (Караваев, 1945).

6. Сходство лихенофлоры степей Якутии и прерий Америки указывает на их древние генетические связи.

В заключение считаю своим долгом выразить глубокую благодарность Е. И. Андреевой, М. Ф. Макаревич, К. А. Рассадиной и Н. С. Голубковой за ряд ценных указаний.

ЛИТЕРАТУРА

Аболин Р. И. (1929). Геоботаническое и почвенное описание Лено-Вилюйской равнины. — Бенуа К. А. (1927.) Предварительный обзор микологических и фитопатологических исследований в Якутии. Матер. комисс. по изучению Якут. АССР, 8. — Иванова В. П. (1967). О степной растительности в долине средней Лены. Зап. Якутск. унив., 17. — Иванова В. П., В. И. Перфильева. (1972). Сохранить ковыльные степи Якутии. В кн.: Природа Якутии и ее охрана. — Караваев М. Н. (1945). Краткий анализ флоры степей Центральной Якутии. Бот. ж., 30, 2. — Караваев М. Н. (1955). Новые данные о терескене *Eurotia lenensis* Kum. Бот. матер. герб. БИН АН СССР, 17. — Караваев М. Н. (1958). Фрагменты реликтовых степей с *Helictotrichon krylovii* (N. Pavl.) Henrard в Якутии. Бот. ж., 43, 4. — Караваев М. Н. (1963). Палеогеографический анализ азиатско-американских степных связей. Бюлл. МОИП, отд. биол., 68, 3. — Караваев М. Н., (1965). Растительный покров. В кн.: Якутия. — Караваев М. Н. (1968). *Agropyron karavaevii* P. Sm. как еще один пример азиатско-американских степных связей. Бот. ж., 53, 10. — Караваев М. Н., Л. А. Добрецова. (1964). Краткий очерк растительности долины р. Неры в ее нижнем течении. Бот. ж., 49, 11. — Караваев М. Н., С. З. Скрябин. (1971). Овсецовые степи с *Helictotrichon krylovii* (Pavl.) Henrard на крайнем северо-востоке Сибири. Бот. ж., 56, 10. — Караваев М.Н., С. З. Скрябин. (1973). Фрагменты ковыльных степей со *Stipa decipiens* P. Smirn. на северо-востоке Сибири. Бот. ж., 58, 8. — Келлер Б. А. (1926). Низшие растения на зональных почвах и столбчатых солонцах в полупустыне. В кн.: Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь, 2. — Келлер Б. А. (1928). Ботанические и почвенные исследования в районе Индерских озер. В кн.: Природа и сельское хозяйство засушливых пустынных областей СССР, 3. — Куваев В. Б. (1957). Растительный покров юго-западной Якутии и его кормовые ресурсы. В кн.: Материалы о природных условиях и сельском хозяйстве юго-запада Якутской АССР. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. Растит. покров СССР, 2. — Окснер А. Н. (1939—1940). Лишайники бассейну рік Індігірки, Яни, Лени, Південного Прибайкалья. Ж. Инст. бот. АН УССР, 3—4. — Перфильева В. И. (1974). Тебеневочные пастбища в бассейне реки Яны. В кн.: Тебеневочные пастбища северо-востока Якутии. — Перфильева В. И., Т. Ф. Галактионова, А. А. Пермякова и др. (1971). Растительность среднего течения р. Лены. В кн.: Почвенные и ботанические исследования в Якутии. — Работнов Т. А. (1936). Экологические наблюдения над лишайниками в Южной Якутии. Сов. бот., 6. — Работнов Т. А. (1945). О степях Центральной Якутии. Природа, 2. — Томин М. П. (1926). Почвенные лишайники. В кн.: Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь, 2. — Юрцев Б. А. (1962). О флористических связях между степями Сибири и прериями Северной Америки. Бот. ж., 47, 3. — Яровой М. И. (1939). Растительность бассейна р. Яны и Верхоянского хребта. Сов. бот., 1. — Looman J. (1964). The distribution of some lichen communities in the prairie provinces and adjacent parts of the Great Plains. Briologist, 67.

Москва. Получено 27 I 1976.

УДК 005 : 582.998

Р. К. Аскерова

СИСТЕМА ПОДСЕМЕЙСТВА *CICHORIOIDEAE* KITAM. (*ASTERACEAE*)

R. K. ASKEROVA. THE SYSTEM OF THE SUBFAMILY *CICHORIOIDEAE* KITAM. (*ASTERACEAE*)

На основании главным образом палинологических критериев в системе *Cichorioideae* сделаны некоторые изменения. Цикориевые приняты в качестве подсемейства, в пределах которого выделены 3 трибы: *Scolymeae*, *Cichorieae* s. str., *Scorzonereae*.

Среди многочисленных надродовых таксонов семейства *Asteraceae* систематическое положение цикориевых все еще остается дискуссионным. Одной из причин, затрудняющих решение этого вопроса, является недостаточная разработанность их классификации.

Цикориевые как семейство (*Cichoraceae*) впервые упомянуты Некером (Necker, 1770), а позднее приводятся у Жюссье (Jussieu, 1789). Кассини (Cassini, 1815, цит. по: Флора СССР, 1964, т. X) понизил ранг цикориевых (под названием *Lactuceae*) до трибы. В дальнейшем цикориевые одними авторами рассматривались как самостоятельное семейство (Don, 1829, и др.), другими включались в семейство сложноцветных в качестве трибы (Dumortier, 1827; Lessing, 1832) или подсемейства *Liguliflorae* (Hoffmann, 1894, и др.). Китамура (Kitamura, 1937) при обработке сложноцветных Японии принял цикориевые в ранге подсемейства, переименовав название их в *Cichorioideae*. В своей системе цикориевых Стеббинс (Stebbins, 1953), приняв эту группу в качестве трибы, выделил в ней 8 подтриб. Несколько позднее С. Ю. Липшиц (1956) из цикориевых описал новый род *Syncalathium*, который строением сложных корзинок не мог быть отнесен ни к одной из известных подтриб и был выделен им в новую подтрибу *Syncalathiinae*. Во «Флоре СССР» (1964, т. XXIX) цикориевые рассматриваются как подсемейство, состоящее из одной трибы *Cichorieae*. Л. А. Куприянова (Куприянова, Алешина, 1972) при описании пыльцы растений европейской части Советского Союза цикориевые приняла в ранге семейства.

При изучении морфологии пыльцы свыше 70 родов и около 300 видов цикориевых нами было установлено, что пыльцевые зерна родов этой группы в зависимости от положения апертур по отношению к лакунам подразделяются на 3 типа (Аскерова, 1970, 1971). На основе выделенных типов и их эволюции оказалось возможным высказать более определенное мнение о филогенетических связях этой группы (Аскерова, 1973).

Выявленные между родами взаимоотношения показывают, что эволюция цикориевых протекает по 3 линиям развития, в соответствии с которыми у них образовались 3 естественные группы родов. С целью выяснения их положения в системе цикориевых мы сопоставили полученные данные с классификацией Стеббинса. Оказалось, что цикориевые естественнее рассматривать в качестве подсемейства, в пределах которого следует выделять не одну, а 3 трибы. Для этого из трибы *Cichorieae*, которую мы сохраняем в более узком понимании, нужно исключить подтрибы *Scolyminae* и *Scorzonerinae* и каждую из них возвести в ранг трибы: *Scolymeae* и *Scorzonereae*. К последней трибе мы относим также роды *Koelpinia* и *Catananche* (из подтрибы *Cichoriinae*).

Как показывает опыт систематических исследований, для установления таксона любого ранга весьма важно выявление признака-радикала, позволяющего определить естественные границы этого таксона. В подсемействе цикориевых признаком-радикалом, указывающим на естественность выделяемых 3 триб, являются различия в строении пыльцы. В трибе *Scolymeae* пыльца с апертурами, заключенными в закрытые апертурные лакуны (тип I); в трибе *Cichorieae* пыльца с апертурами, расположенными в открытых апертурных лакунах (тип II); в трибе *Scorzonereae* пыльца с апертурами, расположенными между противолежащими надапертурными лакунами (тип III). В пределах цикориевых нами выделен еще IV тип пыльцы, у которого в отличие от других типов пыльцы лакуны не образуются. Этот тип пыльцы свойствен только роду *Pinaropappus* (подтриба *Staphanomeriinae*) из Центральной и Южной Америки. Положение рода *Pinaropappus* осталось неясным для нас, так как среди остальных цикориевых он выделяется не только строением пыльцы, но и рядом макроморфологических признаков (образование пленчатых прицветников, форма семянок, длинные ветви столбика и др.). Палинологические критерии различий между тремя выделенными нами трибами согласуются с совокупностью макроморфологических признаков и кариотипами этих триб.

Приводим конспект системы цикориевых.

Подсем.: *Cichorioideae* Kitam. 1937, in Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto, ser. B, 13 : 4.

Пыльцевые зерна имеют более или менее четко выраженные лакуны, ограниченные гребнями или шипами (лакуны не обнаружены лишь у рода *Pinaropappus* Less.). Все цветки язычковые, язычки на верхушке 5-зубчатые; окраска венчика разная (преобладает желтая). Растения обычно с млечным соком; x=3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10.

Тип: *Cichorium* L.

Триба I. *Scolymeae* (Less.) Asker., stat. nov. — Subtrib. *Scolyminae* Less. 1832, Synops. Compos. : 126.

Пыльцевые зерна с апертурами, заключенными в закрытые апертурные лакуны, экзина типа *Scolymus*. Цветки желтые. Цветоложе усажено кожистыми или хрящевидно-кожистыми прицветными чешуями. Корзинки окружены колючими верхушечными листьями. Листья с сетчатым жилкованием. Однолетние или двулетние растения; x=10.

Тип: *Scolymus* L.

Монотипная триба.

Распространение: Средиземноморье до Кавказа.

Триба II. *Cichorieae* Spreng. s. str. 1826, Syst. veget. 3 : 633.

Пыльцевые зерна с апертурами, заключенными в открытые апертурные лакуны, экзина типа *Cichorium*. Цветки различной окраски. Цветоложе голое или же усажено пленчатыми или пленчато-щетинковидными прицветниками, реже бахромчатое или реснитчатое. Листья с сетчатым жилкованием. Однолетние, многолетние, реже кустарничковые или древовидные растения; x=3, 4, 5, 6, 7, 8, 9.

Тип: *Cichorium* L.

К трибе относятся подтрибы: *Dendroseridinae* O. Hoffm., *Cichoriinae* O. Hoffm. p. p., *Microseridinae* Stebb., *Stephanomeriinae* Stebb., *Hypochaerinae* Less., *Crepidinae* Dum., *Syncalathiinae* Lipsch.

Распространение: Евразия, Африка, Америка, Австралия.

Триба III. *Scorzonereae* D. Don 1829, in Edinb. New Philos. J. 4 : 307. — Subtrib. *Scorzonerinae* Dum. 1827. Fl. Belg.: 63, p. p. — Subtrib. *Cichoriinae* O. Hoffm. 1894, in Engl. u. Prantl. Natürl. Pflanzenfam. 4, 5 : 353, p. min. p.

Пыльцевые зерна с апертурами, расположенными между противолежащими надапертурными лакунами, экзина типа *Scorzonera*. Цветки различной окраски. Цветоложе голое, реже с щетинковидными прицветниками или опушенное. Листья преимущественно с параллельно-дуговидными главными жилками. Однолетние или многолетние растения; x=6, 7, 8, 9.

Тип: *Scorzonera* L.

К трибе относятся роды: *Scorzonera* L., *Tragopogon* L., *Geropogon* L., *Epilasia* (Bunge) Benth., *Tourneuxia* Cosson, *Koelpinia* Pall., *Catananche* L.

Распространение: Евразия, Африка.

ЛИТЕРАТУРА

Аскерова Р. К. (1970). К палинологической характеристике трибы *Cichorieae* семейства *Compositae*. Бот. ж., 55, 5. — Аскерова Р. К. (1971). О пыльце некоторых родов трибы *Cichorieae* (*Compositae*). Бот. ж., 56, 7. — Аскерова Р. К. (1973). Палинология трибы *Cichorieae* (*Compositae*). В кн.: Морфология пыльцы и спор современных растений. Тр. III Междунар. палинол. конф. СССР, Новосибирск, 1971. — Куприянова Л. А., Л. А. Алешина. (1972). Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР, 1. — Липшиц С. Ю. (1956). Новые подтриба, род и вид семейства Сложноцветных из Центральной Азии. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Флора СССР. (1964). XXIX. — Don D. (1829). An attempt at a new classification of the *Cichoriaceae*. In: Edinb. New Philos. J., 6.— Dumortier B. (1827). Florula Belgica.— Hoffmann O. (1894). *Compositae*. In: Engler u. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 4, 5 — Jussieu A. (1789). Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. — Kitamura S. (1937). *Compositae* Japonicae, p. 1. In: Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto, ser. B, 13. — Lessing G. (1832). Synopsis generum Compositarum. — Necker N. (1770). Enumeratio stirpium Palatinarum annis 1768, 1769 collectarum. In: Historia et comment. Acad. Elect. Sci. Elegant. Lit. Theodoro-Palatinae, 2. — Solbrig O. T. (1963). Subfamilial nomenclature of *Compositae*. Taxon, 12, 6. — Sprengel K. (1826). Systema vegetabilium, ed. 16, p. 3. — Stebbins G. L. (1953). A new. classification of the tribe *Cichorieae*, family *Compositae*. Madroño, 12. — Wodehouse R. P. (1935). Pollen grains.

Институт ботаники
АН АзербССР,
г. Баку.

Получено 20 I 1975.

УДК 576.312.32.38 : 511.1 : 58 (571.651)

П. Г. Жукова, В. В. Петровский

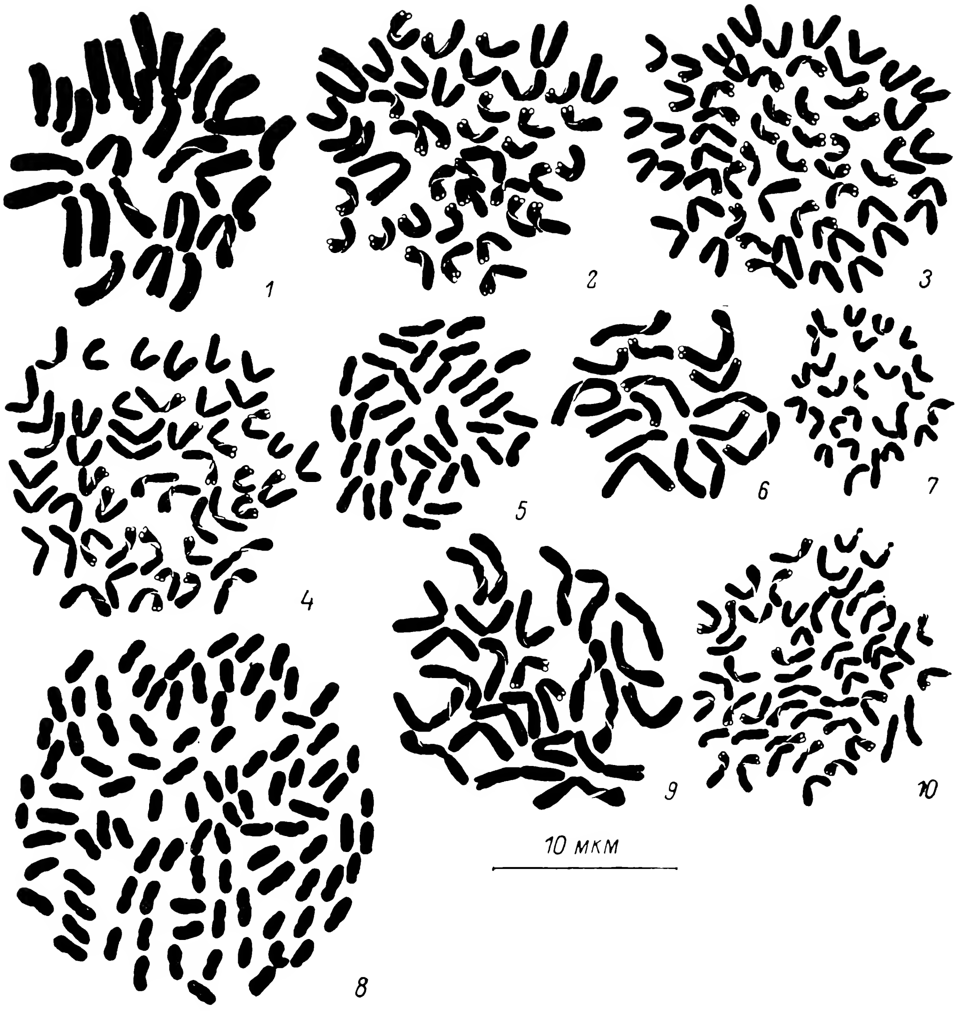
ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ЗАПАДНОЙ ЧУКОТКИ, II

P. G. ZHUKOVA, V. V. PETROVSKY. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME WESTERN CHUKOTKA PLANT SPECIES, II

Излагаются результаты исследования хромосомных чисел у 164 видов сосудистых растений. Приводятся новые хромосомные числа для 15 видов. Обсуждаются случаи внутривидовой кариологической дифференциации.

Продолжающиеся на Чукотке ботанические исследования, проводимые группой сотрудников Лаборатории Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), позволили собрать новые обширные материалы по кариологии цветковых растений. Некоторым результатам обработки этих материалов и посвящено настоящее сообщение, продолжающее серию наших предыдущих публикаций (Жукова, Петровский, 1971, 1972, 1975).

В течение летнего сезона 1974 года в нескольких пунктах Западной Чукотки было собрано более 400 образцов для кариологических исследований. Основная часть сборов была проведена Т. М. Королевой, В. В. Петровским и А. Д. Тихоновой в следующих пунктах: в окрестностях пос.



Метафазные пластинки некоторых исследованных видов растений Западной Чукотки.

1 — *Beckmannia syzigachne*, 2n=28; *2* — *Poa alpigena* var. *colpodea*, 2n=42; *3* — *P. alpigena* var. *colpodea*, 2n=56; *4* — *Minuartia macrocarpa*, 2n=48; *5* — *Luzula multiflora* ssp. *kjellmaniana*, 2n=36; *6* — *Ranunculus gmelinii*, 2n=16; *7* — *Stellaria fischeriana*, 2n=26; *8* — *Veratrum oxysepalum*, 2n=96; *9* — *Minuartia obtusiloba*, 2n=26; *10* — *Stellaria monantha*, 2n=52.

Билибино, с. Погындено, полярной станции Раучуа, фактории Крестовой, в районе верхнего течения р. Погынден (на правых притоках этой реки — реке Янрамкываам и ручьях Ягодном и Проходном, а также в окрестностях горы Дуга) в центральной части Анюйского нагорья. Небольшая серия образцов была собрана в верховьях р. Вернитакайвеем — левого притока р. Раучуа — близ водораздела рек Погынден и Раучуа.[1]

Цитологическая часть исследования выполнена И. Г. Жуковой. Постоянные препараты и гербарные образцы исследованных растений хранятся в БИНе.

В помещенной ниже таблице приведены результаты определения хромосомных чисел у 164 видов.[2] Абсолютное большинство подсчетов совпадает с данными, полученными ранее. Однако среди полученных нами результатов имеются данные, заслуживающие специального рассмотрения и соответствующих комментариев.

---

[1] Авторы выражают глубокую признательность И. В. Брызгаловой, Т. М. Королевой и А. Д. Тихоновой, принимавшим участие в сборе и фиксации материала.

[2] Звездочкой отмечены хромосомные числа, которые для исследованных видов публикуются впервые.

Хромосомные числа видов растений Западной Чукотки

Вид, номер образца	2n	Место сбора образца
Sparganium hyperboreum Laest., 74-92 T	30	Руч. Ягодный
Agrostis trinii Turcz., 74-63 T	28	» »
Alopecurus aequalis Sobol., 74-132 T	14	С. Погындено
A. alpinus Sm., 74-272 T	≈100	Полярн. ст. Раучуа
A. glaucus Less., 74-141 T	> 99	С. Погындено
Arctagrostis arundinaceae (Trin.) Beal., 74-34 T	28	Руч. Ягодный
A. latifolia (R. Br.) Griseb., 74-283 T	56	Полярн. ст. Раучуа
Arctophila fulva (Trin.) Anderss., 74-119 T	42	Руч. Ягодный
Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern., 74-137 T	28 *	С. Погындено
Calamagrostis holmii Lange, 74-252 T	28+2B	Полярн. ст. Раучуа
C. langsdorffii (Link) Trin., 74-140 T	56	С. Погындено
C. lapponica (Wahlb.) Hartm., 74-115 T	42 *	Руч. Ягодный
Deschampsia glauca Hartm., 74-118 T	≈52	» »
D. sukatschewii (Popl.) Roshev., 74-114 T	42+1B	» »
Festuca brachyphylla Schult., 74-102 T	42	» »
F. rubra L., 74-116 T	> 60	» »
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult., 74-100 T	56	» »
Hordeum jubatum L., 74-166 T	28	С. Погындено
Leymus interior (Hult.) Tzvel., 74-242 T	28	Фактория Крестовая
L. villosissimus (Scribn.) Tzvel., 74-257 T	28	» »
Pleuropogon sabinii R. Br., 74-219 T	40	Пос. Билибино
Poa alpigena (Blytt) Lindm., 74-142 T	56	С. Погындено
P. alpigena var. *colpodea* (Th. Fries) Scholand., 74-234 T	42 *	Фактория Крестовая
74-159 T	56	С. Погындено
P. anadyrica Roshev., 74-99 T	>60	Руч. Ягодный
P. arctica R. Br., 74-70 T	≈60	» »
P. malacantha Kom., 74-71 T	70	» »
P. pratensis L., 74-224 T	52	Пос. Билибино
Puccinellia phryganodes (Trin.) Scribn. et Merr., 74-276 T	28	Полярн. ст. Раучуа
P. wrightii (Scribn. et Merr.) Tzvel., 74-03 V	14	Р. Вернитакайвеем
Roegneria borealis (Turcz.) Nevski, 74-80 T	28	Руч. Ягодный
R. confusa (Roshev.) Nevski, 74-221 T	28	Пос. Билибино
R. jacutensis (Drob.) Nevski, 74-226 T	28	» »
R. nepliana V. Vassil., 74-222 T	28	» »
74-76 T	28	Руч. Ягодный
R. villosa V. Vassil., 74-122 T	28	» »
Trisetum spicatum (L.) Richt., 74-79 T	28	» »
Bromus arcticus Shear, 74-206 T	28	Пос. Билибино
B. pumpellianus Scribn., 74-24 T	56	Гора Дуга
Carex appendiculata (Trautv.) Kük., 74-154 T	76 *	С. Погындено
C. chordorrhiza Ehrh., 74-192 T	70 *	» »
74-184 T	70	» »
C. *eleusinoides* Turcz., 74-75 T	84	Руч. Ягодный
C. limosa L., 74-185 T	56	С. Погындено
C. lugens Holm, 74-45 T	80	Руч. Ягодный
C. podocarpa R. Br., 74-213 T	62	Пос. Билибино
C. rostrata Stokes, 74-145 T	72	С. Погындено
C. rotundata Wahlb., 74-316 T	80	Полярн. ст. Раучуа
C. saxatilis L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela, 74-155 T	80	С. Погындено
C. soczavaeana Gorodk., 74-211 T	≈80 *	Пос. Билибино
C. tenuiflora Wahl., 74-165 T	62	С. Погындено
Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult., 74-136 T	20	» »
Kobresia bellardii (All.) Degl., 74-77 T	58	Руч. Ягодный
Juncus arcticus Willd. ssp. *alaskanus* Hult., 74-143 T	80	С. Погындено
Luzula confusa Lindb., 74-235 T	36	Фактория Крестовая
L. multiflora (Retz.) Lej. ssp. *sibirica* V. Krecz., 74-167 T	24	С. Погындено
L. m. ssp. *kjellmaniana* (Miyabe et Kudo) Tolm., 74-200 T	36 *	Пос. Билибино
L. nivalis Laest., 74-282 T	24	Полярн. ст. Раучуа
L. parviflora (Ehrh.) Desv., 74-16 V	24	Руч. Проходной
L. rufescens Fisch., 74-164 T	48 *	С. Погындено
L. wahlenbergii Rupr., 74-315 T	24	П. с. Раучуа
Veratrum oxysepalum Turcz., 74-41 T	96 *	Руч. Ягодный
Salix boganidensis Trautv., 74-131 T	38	С. Погындено

Продолжение

Вид, номер образца	2n	Место сбора образца
S. fuscescens Anderss., 74-247 T	38	Фактория Крестовая
74-251 T	38	Полярн. ст. Раучуа
S. glauca L., 74-277 T	114	» » »
S. hastata L., 74-64 T	38	Руч. Ягодный
S. myrtilloides L., 74-150 T	38	С. Погындено
S. reticulata L., 74-01 T	38	Руч. Ягодный
S. saxatilis Turcz., 74-03 T	76	» »
S. sphenophylla A. Skv., 74-267 T	38	Полярн. ст. Раучуа
Polygonum bistorta L. ssp. *ellipticum* (Willd.) Petrovsky, 74-85 T	48	Руч. Ягодный
P. humifusum Pall., 74-134 T	20	С. Погындено
P. viviparum L., 74-278 T	≈100	Полярн. ст. Раучуа
Rumex graminifolius Lamb., 74-126 T	14	Руч. Ягодный
Dianthus repens Willd., C-74-1432	60	Р. Янрамкываам
Gastrolychnis affinis (J. Vahl) Tolm. et Kozh., C-74-1435	48	Руч. Ягодный
Minuartia macrocarpa (Pursh) Ostenf., 74-33 V	48 *	Р. Янрамкываам
M. obtusiloba (Rydb.) Hause, C-74-1433	26	» »
Stellaria ciliatosepala Trautv., 74-284 T	> 100	Полярн. ст. Раучуа
S. crassifolia Ehrh., 74-290 T	26	» » »
S. humifusa Rottb., 74-273 T	26	» » »
S. fischeriana Sér., 74-12 T	26	Руч. Ягодный
74-207 T	26	Пос. Билибино
S. monantha Hult., 74-287 T	52	Полярн. ст. Раучуа
S. peduncularis Bunge, 74-168 T	72 *	С. Погындено
Aconitum delphinifolium DC. ssp. *anadyrense* Worosch., 74-182 T	32	» »
74-96 T	32	Руч. Ягодный
Anemone richardsonii Hook., 74-15 T	14	» »
Caltha arctica R. Br., 74-218 T	56	Пос. Билибино
C. palustris L., 74-149 T	64	С. Погындено
Ranunculus gmelinii DC., 74-147 T	16	» »
74-14 T	16	Руч. Ягодный
R. hyperboreus Rottb. ssp. *hyperboreus*, 74-30 V	32	» »
R. nivalis L., 74-53 T	48	» »
R. pallasii Schlecht., 74-254 T	32	Полярн. ст. Раучуа
R. punctatus Jurtz., 74-13 V	48	Руч. Проходной
R. reptans L., 74-133 T	32	С. Погындено
R. sulphureus Soland., 74-52 T	96	Руч. Ягодный
R. turneri Greene, 74-20 T	28	» »
Papaver lapponicum (A. Tolm.) Nordh., 74-230 T	42	Фактория Крестовая
Cardamine hyperborea O. E. Schulz, 74-216 T	28	Пос. Билибино
C. pratensis L., 74-173 T	90	С. Погындено
Cochlearia arctica Schlecht., 74-274 T	14	Полярн. ст. Раучуа
Parrya nudicaulis (L.) Regel, 74-54 T	14	Руч. Ягодный
74-281 T	28	Полярн. ст. Раучуа
Chrysosplenium alternifolium L., 74-20 V	72 *	Гора Дуга
Ch. tetrandrum (Lund) Th. Fr., 74-194 T	24	С. Погындено
Ch. wrightii Franch. et Savat., 74-10 V	24	Руч. Проходной
Ribes triste Pall., 74-174 T	16	С. Погындено
Saxifraga cernua L., 74-289 T	52	Полярн. ст. Раучуа
S. exilis Steph., 74-311 T	48	» » »
S. foliolosa R. Br., 74-123 T	56	Руч. Ягодный
S. grandipetala (Engl. et Irmsch.) A. Los., 74-32 V	20	Р. Янрамкываам
S. hieracifolia Waldst. et Kit., 74-60 T	≈100	Руч. Ягодный
S. nivalis L., 74-78 T	60	» »
S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky, 74-25 V	30	Гора Дуга
Acomastylis rossii (R. Br.) Greene, 74-48 T	56	Руч. Ягодный
Comarum palustre L., 74-144 T	42	С. Погындено
Dryas punctata Juz., 74-42 T	18	Руч. Ягодный
Potentilla gelida C. A. Mey. s. l., 74-17 V	28	Руч. Проходной
P. hookeriana Lehm. s. l., 74-28 V	42	Руч. Ягодный
P. hyparctica Malté, 74-308 T	42	Полярн. ст. Раучуа
P. nivea L., 74-90 T	28	Руч. Ягодный
P. rubricaulis Lehm., 74-21 V	56	Гора Дуга
P. stipularis L., 74-65 T	28	Руч. Ягодный

Продолжение

Вид, номер образца	2n	Место сбора образца
Sanguisorba officinalis L., 74-59 T	28	Руч. Ягодный
Astragalus alpinus L. ssp. *alpinus* C-74-1429	16	» »
A. frigidus (L.) Bunge, C-74-1427	16	» »
A. kolymensis Jurtz., C-74-1430	64	» »
Hedysarum arcticum B. Fedtsch., C-74-1426	14	» »
H. dasycarpum Turcz., C-74-1428	16	Р. Янрамкываам
Empetrum hermaphroditum Hagerup, 74-18 T	52	Руч. Ягодный
Epilobium palustre L., 74-169 T	36	С. Погындено
Hippuris vulgaris L., 74-176 T	32	» »
Pyrola grandiflora Rad., 74-178 T	46	» »
Ledum decumbens (Ait.) Small., 74-253 T	52	Полярн. ст. Раучуа
Vaccinium uliginosum L., 74-205 T	48	Пос. Билибино
Menyanthes trifoliata L., 74-188 T	54	С. Погындено
Gentiana algida Pall., 74-94 T	24	Руч. Ягодный
Polemonium acutiflorum Pall., 74-161 T	18	С. Погындено
P. boreale Adams, 74-245 T	18	Факт. Крестовая
P. humile Willd., 74-120 T	18 *	Руч. Ягодный
Myosotis asiatica Schischk. et Serg., 74-31 T	24	» »
Dracocephalum palmatum Steph., 74-08 T	12	» »
Thymus oxyodontus Klok., C-74-1438	28	Р. Янрамкываам
Pedicularis oederi Vahl, 74-19 T	16	Руч. Ягодный
Galium boreale L., 74-209 T	≈64	Пос. Билибино
Linnaea borealis (L.) Gronow., 74-175 T	32	С. Погындено
Valeriana capitata Pall., 74-101 T	56	Руч. Ягодный
74-160 T	60	С. Погындено
Antennaria friesiana (Trautv.) Ekm., 74-214 T	≈84	Пос. Билибино
Arnica iljinii (Maguire) Iljin, 74-32 T	56	Руч. Ягодный
Artemisia arctica Less., 74-69 T	36	» »
A. borealis Pall., 74-127 T	18	» »
A. kruhsiana Bess., 74-67 T	18	» »
A. tilesii Ledeb., 74-81 T	18	» »
A. vulgaris L., 74-29 T	16	Гора Дуга
Erigeron elongatus Ledeb., 74-229 T	18	Пос. Билибино
E. eriocephalus J. Vahl, 74-66 T	18	Руч. Ягодный
Mulgedium sibiricum Less., 74-138 T	14	С. Погындено
Nardosmia frigida (L.) Hook., 74-91 T	80 *	Руч. Ягодный
N. gmelinii Turcz., 74-17 T	60	» »
Saussurea tilesii Ledeb., 74-106 T	48	» »
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch., 74-35 T	48	» »
S. congestus (R. Br.) DC., 74-146 T	48	С. Погындено
S. resedifolius Less., 74-12 V	92	Руч. Проходной
Tanacetum boreale Fisch., 74-139 T	18	С. Погындено
Taraxacum alaskanum Rydb., 74-57 T	24 *	Руч. Ягодный
T. sibiricum Dahlst., 74-05 V	24	Руч. Проходной
Tripleurospermum phaeocephalum (Rupr.) Pobed., 74-292 T	18	Полярн. ст. Раучуа

Так, обнаружение тетраплоидной расы у *Beckmannia syzigachne* (2n=28), ранее неизвестной у этого таксона, может служить указанием на необходимость кариологического изучения данного вида вблизи северной границы его ареала. В результате такого исследования можно было бы установить географическое распространение тетраплоидной расы и одновременно пролить свет на природу ее возникновения.

Две хромосомные расы — с 2n=42 и 2n=56 — выявлены у вивипарной разновидности мятлика *Poa alpigena* var. *colpodea*. Ранее на Чукотке у этой разновидности было известно только число 2n=56. Представляется интересным выяснить, имеет ли 42-хромосомная раса определенный ареал или представляет собой лишь спонтанно возникшую в результате хромосомной аберрации безареальную форму.

Впервые установлено число хромосом у *Carex appendiculata* (2n=76) и у *C. soczavaeana* (2n≈80), а также найдены новые хромосомные числа у *C. chordorrhiza* (2n=70) и у *C. rostrata* (2n=72).

Вторая хромосомная раса — с 2n=36 — обнаружена у *Luzula multiflora* subsp. *kjellmaniana*. Прежде у этого подвида было известно только число 2n=24 (Жукова, 1967). Найденное у *Luzula rufescens* число 2n=48, хотя и является наименьшим из ныне известных, по-видимому, принадлежит нормальной полиплоидной расе этого вида. Ранее установленные у *L. rufescens* числа 2n=52 (Хромосомные числа цветковых растений, 1969; Жукова, Тихонова, 1971) и 2n=54 (Жукова, неопубликованные данные) ни разу не отмечены у других видов *Luzula*, тогда как 2n=48 встречено по крайней мере еще у четырех видов ожик.

Новая хромосомная раса с 2n=96 выявлена у *Veratrum oxysepalum*. Это самое высокое хромосомное число из когда-либо определявшихся у представителей рода *Veratrum*.

2n=48 оказалось у исследованного нами образца *Minuartia macrocarpa*. Если учесть, что основное число x=12 довольно обычно в роде *Minuartia*, найденное новое хромосомное число может считаться нормальным и наиболее высоким из ныне известных в литературе. Учитывая, что у *M. macrocarpa* были также определены числа 2n=44 и 2n=46 (Жукова, 1966, 1967), нельзя исключать возможности существования у этого вида и расы с 2n=52.

Заслуживает внимания тот факт, что на Западной Чукотке у *Stellaria ciliatosepala* обнаружены по крайней мере две хромосомные расы: с 2n=72 и 2n≈100; этот случай совершенно аналогичен ситуации на о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1971), где растения *S. ciliatosepala* с разным числом хромосом также морфологически абсолютно сходны.

Хромосомное число 2n=72, выявленное у *Stellaria peduncularis*, — также свидетельство кариологической дифференциации. Прежде у этого вида было найдено число 2n=78 (Жукова и др., 1973).

Примечательно многократное нахождение на Западной Чукотке растений *Ranunculus gmelinii* с 2n=16, в то время как на соседних территориях у популяций этого вида более часто отмечается число 2n=32.

Новое хромосомное число установлено для *Chrysosplenium alternifolium* — 2n=72. Это число ранее вообще не было известно для представителей рода *Chrysosplenium*. Исследованные образцы *Ch. alternifolium* по облику заметно отличаются от типичной формы вида меньшими размерами, формой прицветников и стеблевых листьев. К сожалению, в образцах отсутствуют семена, обычно имеющие хорошие диагностические признаки. Не исключено, что эта изолированная горная 72-хромосомная популяция относится к новому, еще не установленному таксону.

Вторую хромосомную расу (с 2n=42) удалось обнаружить на Западной Чукотке у *Potentilla hookeriana*. От тетраплоидных растений этого вида, собранных на побережье Восточно-Сибирского моря (Жукова, Петровский, 1975), ныне исследованные образцы отличаются значительно меньшими общими размерами, меньшими размерами листьев и соответственно меньшим числом зубчиков у листочков. По облику 42-хромосомные растения из Анюйского нагорья чрезвычайно сходны с многими образцами из Забайкалья, обычно определяемыми как *P. arenosa* (Turcz.) Juz. Возможно, что именно кариологическое изучение комплекса *P. hookeriana*—*P. arenosa* позволит окончательно решить вопрос, являются ли эти два таксона самостоятельными видами или представляют собой лишь географические расы единого вида.[3]

2n=80 впервые обнаружено у *Nardosmia frigida*, у которой прежде были известны только 2n=56 и 2n=60. 80-хромосомные растения заметно отличаются от типичных образцов *N. frigida* формой соцветия, а также формой и рассеченностью базальных листьев. По этим признакам исследованные нами растения несколько напоминают *Petasites hyperboreus* Rydb., распространенную на западе Арктической Америки. О существовании подобных промежуточных форм неоднократно упоминает Хультен (Hultén, 1950, 1968), рассматривающий растения такого типа как форму, возникшую в результате гибридизации *Petasites* (*Nardosmia*) *frigidus* с *P. hyperboreus*. Отсутствие достаточного гербарного материала и данных о хромосомном числе *Petasites hyperboreus* не позволяет оценить обоснованность такого предположения. Следует отметить, что в районах Западной Чукотки, особенно в пределах Чаунской низменности, растения, имеющие все признаки *P. hyperboreus*, встречаются довольно часто, но обычно они рассматриваются как вариация широко трактуемой *Nardosmia frigida* (L.) Hook.

---

[3] *P. hookeriana* принимается нами в более узкой трактовке, чем у Хультена (Hultén, 1968), т. е. исключая расы, известные под названием *P. chamissonis* Hult. и *P. furcata* A. E. Porsild.

Проведенное на Западной Чукотке исследование выявило факты внутривидовой кариологической дифференциации у многих новых таксонов. Это указывает на необходимость дальнейшего кариологического изучения видов *Poa*, *Carex*, *Luzula*, *Veratrum*, *Minuartia*, *Stellaria*, *Chrysosplenium*, *Potentilla*, *Nardosmia* и др.

Обнаружение новых кариологических рас у целой серии видов в пределах сравнительно небольшого района может рассматриваться как одно из свидетельств самобытности формообразовательных процессов во флоре Анюйского нагорья. Об этом свидетельствует и нахождение здесь своеобразных эндемичных форм *Papaver*, *Potentilla*, *Oxytropis* и др. Дальнейшее изучение флоры нагорья и примыкающих к нему территорий, несомненно, позволит составить более отчетливое представление о причинах возникновения локальных форм и рас на западной окраине Чукотской флористической провинции. Использование при этих исследованиях кариологического метода представляется нам полезным и перспективным.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. (1966). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, Бот. ж., 51, 10. — Жукова П. Г. (1967). Числа хромосом у некоторых видов растений крайнего Северо-Востока СССР, II. Бот. ж., 52, 7. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1971). Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. Бот. ж., 56, 2. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1972). Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля, II. Бот. ж., 57, 4. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1975). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. Бот. ж., 60, 3. — Жукова П. Г., В. В. Петровский, Т. В. Плиева. (1973). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. Бот. ж., 58, 9. — Жукова П. Г., А. Д. Тихонова. (1971). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки, I. Бот. ж., 56, 6. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Hultén E. (1950). Flora of Alaska and Yukon, X. — Hultén A. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. A manual of the vascular plants.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 II 1976.

УДК 576. 312.37 : 582.542

А. П. Соколовская, Н. С. Пробатова

К КАРИОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ РОДОВ *MILIUM* L. и *HOLCUS* L. (*POACEAE*)

A. P. SOKOLOVSKAYA, N. S. PROBATOVA. ON THE KARYOLOGICAL CHARACTERISTICS OF GENERA *MILIUM* L. AND *HOLCUS* L. (*POACEAE*)

Изучены числа хромосом у *Milium effusum* L. ssp. *effusum*, *M. vernale* Bieb. и *Holcus annuus* Salzm. ex C. A. Mey. У *Milium vernale* выявлены кариологические расы с обособленными географическими ареалами: 2n=10 (Крым), 2n=14 (Закавказье, район Талыша), 2n=18 (Копетдаг и Гиссарский хребет). Предполагается гибридное

происхождение 18-хромосомной расы *M. vernale* с участием видов рода *Zingeria* P. Smirn. В качестве исходного основного числа хромосом (x) для *Milium* и *Holcus* принимается 7. *Holcus annuus*, впервые исследованный в кариологическом отношении (2n=14), по сравнению с *H. gayanus* Boiss. (2n=8) является более примитивным членом секции *Paraholcus*, у которой, таким образом, установлены числа хромосом 4 и 7.

Небольшой род *Milium* L., насчитывающий 6—7 видов, распространен в умеренных и субтропических районах Евразии и Северной Америки. Этот род все еще недостаточно исследован в кариологическом отношении: хромосомные числа исследовались лишь у трех его видов и для них установлены четыре основных числа хромосом (x), а именно — 4, 5, 7 и 9. Вопрос о разных основных числах хромосом в роде *Milium* был затронут недавно О. А. Петровой (1975).

Широко распространенный многолетний лесной вид *M. effusum* L. из типовой секции *Milium* по данным многократных исследований разных авторов (Хромосомные числа цветковых растений, 1969) является тетраплоидом с 2n=28 (x=7). Указанное А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1960) для *M. effusum* с Кольского п-ова число хромосом 2n=14 вызывает сомнение и, вероятнее всего, относится к другому виду; соответствующий гербарный образец, очевидно, утерян.

Немногочисленные однолетники-эфемеры, принадлежащие к древнесредиземноморской секции *Miliellum* Tzvel., исследованы в кариологическом отношении значительно меньше. Для *M. scabrum* Merlet известно число хромосом 2n=8 (Tutin, 1950); это заставляет предполагать, что у этого вида x=4. Близкий вид *M. vernale* Bieb. распространен от Португалии и Алжира до предгорий Тянь-Шаня и Памиро-Алая (Цвелев, 1967). В СССР этот вид встречается на юго-западе европейской части, на Кавказе и в горных районах Средней Азии. Он обитает на каменистых и покрытых мелкоземом склонах, на галечниках у ручьев, в зарослях кустарников и на лесных полянах до среднего горного пояса. *M. vernale* был впервые исследован Н. П. Авдуловым (1931), который определил у него 2n=18 (x=9). В дальнейшем это указание было подвергнуто сомнению (Цвелев, 1967; Цвелев, Жукова, 1974) и, действительно, оно не подтвердилось в исследованиях Петровой (1968, 1975), которая установила для *M. vernale* при неоднократных исследованиях образцов этого вида из Крыма, что 2n=10 (x=5).[1]

Ниже мы приводим наши данные для двух видов рода *Milium* L. и одного вида *Holcus* L., полученные в ходе исследования хромосомных чисел злаков флоры СССР. Корешки растений *M. effusum* и образца *M. vernale* № 3479 из Копетдага были зафиксированы нами по методике Навашина в полевых условиях во время экспедиции; у остальных образцов корешки были взяты от взрослых растений, выращенных в теплице Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра АН СССР в г. Владивостоке из семян, собранных в природе, как правило, одновременно с гербарными образцами.[2] Постоянные цитологические препараты, окрашенные железным гематоксилином по Гейденгайну, хранятся на кафедре ботаники Ленинградского университета. Цитируемые гербарные образцы растений хранятся в г. Владивостоке в гербарии Биолого-почвенного института (VLAD). Подсчет чисел хромосом выполнен А. П. Соколовской.

***Milium effusum* L.**

ssp. *effusum*

2n=28. Сахалин, Холмский р-н, окр. пос. Антоново, на вырубке, 24 VI 1957, № 131, А. Соколовская; Алтай, Ойротия, Катунские белки, перевал Казиниха, абс. выс. 2150 м, по склону, 21 VIII 1937, № 186, А. Соколовская, О. Стрелкова.

---

[1] П. Г. Жукова (устное сообщение) установила, что 2n=10 также у образца *M. vernale* из Крыма.

[2] Авторы признательны С. С. Иконникову, Р. В. Камелину, В. М. Виноградовой и В. Н. Гладковой (Ботанический институт АН СССР), предоставившим семенной материал по *M. vernale* для кариологического исследования, и Н. Н. Цвелеву — за постоянное внимание к нашей работе.

Milium vernale **Bieb.**

2n=10. Крымская обл., окр. Судака, дубово-грабинниковый лес близ пос. Каменка, 23 IX 1974, № 3953, В. Виноградова, В. Гладкова.

2n=14. Азербайджанская ССР, Ленкоранский р-н, 20 км к югу от г. Ленкорань, опушка леса близ Гирканского заповедника, 4 VI 1972, № 3700, Н. Пробатова.

2n=18. Туркменская ССР: 1) Кара-Калинский р-н, 8 км к северу от сел. Дузлы-Депе, ущелье Йылгынлы, среди кустарников по ручью, 29 IV 1972, № 3479, Н. Пробатова; 2) левобережье р. Сумбар, нижняя часть склона в окр. сел. Дузлы-Депе, 18 V 1972, № 3699, Н. Пробатова; 3) там же, галечное русло пересыхающего ручья в ущелье Йылгынлы, 27 IV 1972, № 3869, Н. Пробатова; 4) Копетдаг, склон горы Арваз, VI 1974, № 3942, С. Иконников; Таджикская ССР, Гиссарский хребет, заповедник «Рамит», 8—10 V 1974, № 3981, В. Соловьев.

Итак, наши исследования подтвердили, что основные числа хромосом у *M. vernale* равны 5 и 9; установлено также еще одно, не известное ранее у этого вида основное число 7 (2n=14).

Примечательно, что хромосомные числа разной кратности характеризуют различные части ареала этого вида на территории СССР: Крым, 2n=10; Закавказье (район Талыша), 2n=14; Копетдаг и Гиссарский хребет, 2n=18. Если хромосомные числа 2n=10 и 18 подтверждают более ранние указания Авдулова и Петровой, то 2n=14 для образцов из Закавказья было совершенно неожиданным. Однако основное число x=7 было хорошо известно для многолетника *M. effusum* и при полной достоверности наличия двух хромосомных чисел в пределах ареала *M. vernale* вполне допустимо существование и третьего. Тем не менее ввиду однократности исследования закавказского *M. vernale* хромосомное число 2n=14 для этого вида нуждается в дальнейших подтверждениях. Хотя основные числа хромосом 5 и в особенности 9 у фестукоидных злаков крайне редки, их существование в пределах ареала *M. vernale* следует считать доказанным. Существование хромосомных рас у *M. vernale* уже предполагалось (Цвелев, Жукова, 1974), но при этом авторы считали, что основное число хромосом у этого вида должно быть равно 4.

Различные основные числа хромосом у одного и того же вида злаков до сих пор не были известны (за исключением случаев, связанных с анеуплоидией и апомиксисом). Этот факт, обнаруженный у *M. vernale*, очень интересен и заслуживает самого пристального всестороннего изучения. Для основного числа хромосом характерна большая устойчивость; в природных условиях возникновение нового устойчивого основного числа хромосом возможно при совпадении редких явлений (Навашин, Чуксанова, 1970). Авдулов (1931) указал, что величина хромосом у 18-хромосомного *M. vernale* почти такая же, как у 28-хромосомного *M. effusum*. Это же относится и к разным хромосомным расам *M. vernale*.

При сравнении внешней морфологии исследованных растений *M. vernale* с 2n=10 и 2n=18 мы не выявили у них сколько-нибудь существенных отличительных признаков. Несмотря на это, мы считаем, что здесь имеет место кариологическая дифференциация, протекающая хотя бы частично на основе неполиплоидных изменений хромосомного числа, и что морфологические отличия хромосомных рас будут обнаружены при дальнейших исследованиях. В этом отношении примечательным является пример, приведенный Авдуловым (1931), касающийся двух близких видов рода *Trisetum* Pers. — *T. flavescens* (L.) Beauv. и *T. sibiricum* Rupr., которые долгое время считались неразличимыми большинством авторов. Впоследствии были установлены морфологические различия между ними, вначале казавшиеся незначительными в таксономическом отношении, которые коррелировали с хорошо выраженной географической и кариотипической обособленностью этих видов. Наши последние данные, частично уже опубликованные (Соколовская, Пробатова, 1975), также подтверждают существование различных основных чисел хромосом у этих видов: x=6 у *T. flavescens* s. l. (2n=12 и 24) и x=7 — у *T. sibiricum* s. l. (2n=14).

Следует отметить, что у 18-хромосомных растений *M. vernale* из Копетдага колоски несколько более мелкие (2.4—2.6 мм дл.), чем у 10-хромосомных крымских растений (2.7—3 мм дл.). У дагестанских популяций *M. vernale*, описанных в качестве особой разновидности var. *alexeenkoi* Tzvel., колоски также более мелкие (2.2—2.4 мм дл.) и более густо расположенные. Поэтому можно предположить, что в происхождении 18-хромосомного *M. vernale* принимали участие виды близкого рода *Zingeria* P. Smirn. с очень мелкими колосками и наименьшим у злаков, по данным Цвелева и Жуковой (1974), основным числом хромосом, равным 2. Надо отметить значительное внешнее сходство *M. vernale* с одним из видов рода *Zingeria* — *Z. kochii* (Mez.) Tzvel. (2n=12), распространенным в южном Закавказье, для которого также предполагается гибридное происхождение с участием *M. scabrum* или *M. vernale* (Цвелев, Жукова, 1974). В восточной части Древнего Средиземья могли происходить процессы гибридизации 4-хромосомного прикаспийского вида *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn. с исходной 14-хромосомной расой *M. vernale*, сохранившейся теперь, вероятно, лишь в районе Талыша, изобилующем реликтами. Таким путем могло возникнуть амфиплоидное основное число хромосом 9 у *M. vernale*; при этом у гибридов доминировали признаки рода *Milium*. Предположение, выдвинутое Петровой (1975), о возникновении 18 хромосом у *M. vernale* вследствие гибридизации 10-хромосомного *M. vernale* с 8-хромосомным *M. scabrum* также не исключается. Важно то, что основное число 9, как и 5, у *M. vernale*, несомненно, является производным, вторичным. Последнее мы считаем результатом редукции предполагаемого первичного для рода *Milium* и, по-видимому, вообще для злаков (Цвелев, 1970) основного числа 7. Продолжавшаяся редукция основного числа хромосом привела к образованию *M. scabrum* с x=4.

Большой интерес представляют дальнейшее изучение распространения хромосомных рас у *M. vernale*, а также сравнительно-морфологический анализ кариотипов.

Holcus annuus Salzm. ex C. A. Mey. (*H. setosus* Trin.).

2n=14. Азербайджанская ССР, 20 км к югу от г. Ленкорань, суходольный луг, среди кустарников, 4 VI 1972, № 3581, Н. Пробатова.

В небольшом роде *Holcus* L., близком к *Milium*, однолетние виды с остистыми колосковыми чешуями объединяются в секцию *Paraholcus* Tzvel. На основании данных по *H. gayanus* Boiss. с 2n=8 (Litardière, 1949; Fernandes, 1950) предполагалось (Цвелев, 1970), что у видов этой секции x=4 в отличие от многолетних видов с x=7. Типовой вид секции *Paraholcus* средиземноморский *H. annuus* Salzm. ex C. A. Mey. в СССР встречается лишь в Закавказье, в районе Талыша. Он впервые исследован нами в кариологическом отношении. При значительной близости однолетних видов *Holcus* друг к другу трудно было ожидать, чтобы *H. gayanus* и *H. annuus* имели разные основные числа хромосом. Однако для близкого вида из Португалии *H. setiglumis* Boiss. et Reut., также однолетника, в последнее время было установлено, что 2n=14 (Queirós, 1973). Заслуживает внимания редкий случай наличия разных основных чисел хромосом у близкородственных видов злаков. Очевидно, редукция основного числа хромосом наблюдается лишь у *H. gayanus*, а *H. annuus* в этом отношении более близок к многолетним видам рода и является более примитивным членом секции *Paraholcus*. Таким образом, в этой секции выявлены два основных числа хромосом — 4 и 7.

Эволюция кариотипа в роде *Holcus* подобно роду *Milium*, очевидно, шла как по пути редукции основного числа хромосом у однолетних видов от 7 до 4, так и путем полиплоидизации и образования анеуплоидных серий у многолетних видов, примером чего служит *H. mollis* L. с 2n=28, 35, 42, 49 (Хромосомные числа. . . , 1969).

В связи с изложенными данными желательны новые подтверждения очень редкого для злаков хромосомного числа $2n=8$ у *Holcus gayanus* и *Milium scabrum*.

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов Н. П. (1931). Карио-систематическое исследование семейства злаков. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., Прилож. 44. — Навашин М. С., Н. А. Чуксанова. (1970). Число хромосом и эволюция. Генетика, 6, 4. — Петрова О. А. (1968). Хромосомное число вида в связи с условиями произрастания (на материале некоторых злаков флоры Украинской ССР). Автореф. дисс., Киев. — Петрова О. А. (1975). Об основных числах хромосом в роде *Milium* L. Бот. ж., 60, 3. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1975). Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР, I. Бот. ж., 60, 5. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1960). Географическое распространение полиплоидных видов растений в Евразиатской Арктике. Бот. ж., 45, 3. — Цвелев Н. Н. (1967). *Milium vernale* Bieb. Список растений Гербария флоры СССР, XVII, 96. — Цвелев Н. Н. (1969). Некоторые вопросы эволюции злаков (*Poaceae*). Бот. ж., 54, 3. — Цвелев Н. Н. (1970). Новые секции злаков (*Poaceae*) флоры СССР. Нов. сист. высш. раст., 1969, 6. — Цвелев Н. Н., П. Г. Жукова. (1974). О наименьшем основном числе хромосом (x) в семействе злаков (*Poaceae*). Бот. ж., 59, 2. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. Л. — Fernandes A. (1950). Sobre a cariologia de algumas plantas da Serra do Gerês. Agron. Lusitana, 12, 4. — Litardière R. de (1949). Nombres chromosomiques dans le genre *Holcus* L. Compt. rend. Acad. Sci. (Paris), 228, 23. — Queirós M. (1973). Contribuição para o conhecimento citotaxonómico das Spermatophyta de Portugal, 1. *Gramineae*, Supl. 1. Boletin Sociedada Broteriana, 47. — Tutin T. G. (1950). *Milium scabrum* Merlet. Watsonia, 1, 6.

Ленинградский
государственный университет и
Биолого-почвенный институт
Академии наук СССР,
Владивосток.

Получено 24 VI 1975.

УДК 581.9 (470.6)

А. Д. Михеев

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ РАЙОНА КАВКАЗСКИХ МИНЕРАЛЬНЫХ ВОД

A. D. MIKHEEV. CONTRIBUTION TO THE FLORA OF THE CAUCASUS MINERAL WATERS REGION

Указаны основные исследователи Кавказа, благодаря которым во флоре Кавказских Минеральных Вод (КМВ) выявлено около 1400 видов. Это одна из самых насыщенных конкретных флор в Советском Союзе. Вместе с тем отмечается незавершенность ее изучения. В подтверждение приводится список 37 аборигенных и 16 адвентивных видов, дополняющих и уточняющих данные о флоре КМВ.

Район Кавказских Минеральных Вод (КМВ) уникален по своим природно-климатическим условиям. Разнообразие экологических факторов и исторические особенности определили сосредоточение на сравнительно небольшой площади (около 1000 км^2) примерно 1400 видов. Знанием конкретной флоры такой значительной видовой насыщенности, стоящей в этом отношении на одном из первых мест в СССР, мы обязаны исследованиям П. С. Палласа, Ф. М. Биберштейна, И. А. Гюльденштедта, Ф. Гааза, С. Броневского, Ш. Годэ, Х. Стевена, П. П. Муромцева, Ф. С. Байерна, А. Ризенкампфа, А. П. Оверина, И. Я. Акинфиева, И. Ф. Шмальгаузена, В. И. Липского,[1] Н. И. Кузнецова, Н. А. Буша и А. В. Фомина (1901—

---

[1] Библиографию трудов этих ученых по Кавказу см. у В. И. Липского (1899, 1902).

1916), Д. И. Литвинова и К. Г. Цана (см. Юксип, 1960), Т. Б. Вернандер 1946), А. А. Гроссгейма (1939—1967), А. И. Галушко (1963, 1967 и др.) и многих других ученых и коллекторов. Значительное число видов описано отсюда впервые для науки, так что этот район является для них классическим. И все же инвентаризация флоры КМВ еще не закончена. Поскольку КМВ — курортная местность, все ее живописные места да и в целом она подвергается сильному антропогенному воздействию. Это угрожает существованию многих редких, реликтовых в этом районе видов, в том числе и таких, для которых район КМВ является locus classicus. Следовательно, некоторые виды могут исчезнуть даже не будучи выявленными (см. примечание к *Rosularia pilosa*). Существующий пробел по флоре КМВ частично восполняется автором данной публикации.[2] Нахождение некоторых из впервые выявленных здесь видов представляет значительный теоретический интерес.

Приводимые ниже виды разделяются следующим образом. I. Аборигенные виды: А. Ранее для КМВ не известные (№№ 1—18); Б. Редкие, приводимые во «Флорах» и «Определителях» для флористических подразделений значительно более высокого ранга, чем КМВ (№№ 19—28); В. Указывавшиеся Гроссгеймом или более ранними авторами редкие растения, местонахождения которых в районе КМВ мы уточняем или расширяем (№№ 29—37). II. Адвентивные виды (№№ 38—53), из них 10 — новые для КМВ.

I. АБОРИГЕННЫЕ ВИДЫ

А. Виды, ранее не известные для района КМВ

1. *Atriplex oblongifolia* Waldst. et Kit.[3] — встречается изредка близ Лысогорских озер и у горы Кинжал на солонцах и солончаковых почвах. Восточноевропейский вид,[4] на Кавказе был известен пока только из Прикаспия.[5]

2. *Bassia sedoides* (Pall.) Aschers. — встречается изредка близ Лысогорских озер на солонцеватых почвах. Этот понтически-сарматский вид был известен на Кавказе для степных и полупустынных территорий, тяготеющих к Каспийскому, Черному и Азовскому морям, а также по нижнему течению рек Калауса, Терека, Кумы.

3. *Centaurea trichocephala* Bieb. — растет по берегам Лысогорских озер на солонцеватых почвах. Понтийский вид; по Черепанову (1963), для Кавказа сомнительный.

4. *Draba elisabethae* N. Busch — обнаружена нами в 1969 г. по отрогам Джинальского хребта близ ж.-д. ст. Подкумок на каменистых и щебневатых известняковых склонах, где растет небольшими куртинами. Ареал этого вида еще не установлен и характеризовался до сих пор двумя точками классического местонахождения (Кубанский флористический округ, р. Даут; Терский флористический округ, р. Кизил-кая, Скалистый хребет).

5. *Erysimum meyerianum* (Rupr.) N. Busch — нередок по каменистым и щебневатым склонам в окрестностях Кисловодска. Центральнокавказский вид с еще не установленными границами ареала; был известен до сих пор лишь с Эльбрусского горного массива.

6. *Gagea minima* (L.) Ker-Gawl. — обнаружена в обилии в грабовом лесу по днищам балок на горе Лысой. Европейский лесной вид, несомненный свидетель более широкого распространения лесов на юге России в среднем голоцене. На территории Кавказа был известен только на

---

[2] Работа выполнена нами в Государственном Никитском ботаническом саду.

[3] Названия растений даны по «Флоре СССР» (1964) с учетом «Свода дополнений и изменений. . .» С. К. Черепанова (1973).

[4] Географические типы даны по А. А. Гроссгейму (1936).

[5] Данные о распространении там, где это специально не указано, приведены по «Флоре Кавказа» Гроссгейма (1939—1967).

Северном Кавказе из немногих мест: окрестностей Ставрополя, Орджоникидзе, станицы Воздвиженской, села Северного.

7. *Leopoldia tenuiflora* (Tausch) Heldr. — по каменисто-щебневатым кустарниково-тимьянниковым степным склонам горы Лысой. В единственном месте найдено около сотни экземпляров. Вследствие вытаптывания неумеренно выпасаемым скотом и эрозии склона существует угроза уничтожения этого здесь реликтового паннонско-понтического вида. На Кавказе был известен только из Южного и Восточного Закавказья и Дагестана.

8. *Marrubium propinquum* Fisch. et Mey. — на пустырях, у дорог. Встречается нередко наряду с другими видами *Marrubium*. Североиранский вид, известный в основном из Закавказья и, очевидно, с еще не выясненным ареалом; в район КМВ, возможно, занесен из Прикаспия.

9. *Melampyrum argyrocomum* Fisch. ex Steud. — по степным ковыльным щебневатым склонам близ горы Бык. Растет рассеянно. Паннонско-понтический степной вид, ранее для Кавказа не указывался.

10. *Mentha spicata* L. — встречается редко по берегам Лысогорских озер на солончаковых почвах. Европейский вид, сохранившийся в диком состоянии в СССР в немногих местах (Макаров, 1972), в том числе на Северном Кавказе; кстати сказать, одним из таких мест является и Среднее Поволжье (село Новоспасское), В. В. Макаровым не упомянутое.

11. *Papaver albiflorum* (Bess.) Pacz. — обнаружен в значительном количестве в 1972 г. близ поселка Капельница на распаханных виноградниках как примесь к еще более обильному *P. dubium*. Вид этот был в прежнее время предметом острых споров по поводу его самостоятельности (Пачоский, 1905, 1907; Буш, 1906). Позднее он признан Е. И. Бордзиловским и М. В. Клоковым (1953), а также во «Flora Europaea» (1964). Более новая обработка рода *Papaver* Украины, выполненная С. С. Смолко (1965), является в этом смысле шагом назад. И. К. Пачоский (1905, 1907) и М. В. Клоков (1953) считали этот вид свойственным только юго-западным лесостепным и степным районам Украины. На Северном Кавказе он, согласно нашим наблюдениям, тоже не редок. Что касается замечания Н. А. Буша (1906) о спорадическом и повсеместном, вплоть до Гималаев, распространении белоцветковой расы, то неизвестно, имел ли он дело действительно с альбиносом *P. dubium* или с *P. albiflorum*. При просматривании громадных в иные годы зарослей *P. dubium* на Северном Кавказе нам не удалось обнаружить ни одного экземпляра альбиносов. Не исключено, что *P. albiflorum* появился на Северном Кавказе в результате заноса сравнительно недавно; во всяком случае установить аборигенный либо адвентивный его характер довольно трудно.

12. *Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bunge — на солончаках близ горы Кинжал встречается изредка, но обильно. Восточносредиземноморско-сарматский вид, был известен на Кавказе только из Прикаспия и Приазовья.

13. *Potamogeton crispus* L. — в притеррасных озерах долины р. Подкумок. Широко распространенный голарктический вид; на Кавказе, особенно на Северном, указан для немногих мест. В бассейне р. Кумы был зарегистрирован ранее лишь в одном месте ниже поселка Затеречный.

14. *Potentilla bifurca* L. — на известняковых закустаренных скалах на горе Лысой. Очень редкое в данной местности растение, найдено всего лишь несколько экземпляров; для последних характерны прямостоячие крепкие стебли.

15. *Rosularia pilosa* (Bieb.) Boriss. — на замшелых скалах вершины горы Бештау в 1970 г. обнаружен единственный экземпляр, который был оставлен для обсеменения и впоследствии не найден. С тех пор видеть это растение нам больше не приходилось. Факт удручающий, но неудивительный, поскольку в практику Бештаугорского лесничества прочно вошло выжигание сухой травы на вершине горы. От ежегодных пожаров сильно страдает лес на своей верхней границе, обгорают частично обжитые растениями скалистые субстраты, находятся под угрозой исчезновения

обитающие здесь редкие виды (в том числе и впервые описанные с Бештау), например рябина кавказская, костяника, мытник Вильгельмса, колокольчик камнеломковый, можжевельники обыкновенный и казацкий и др. *R. pilosa* — малоазийско-кавказский вид, распространенный главным образом в Закавказье (Малый Кавказ) и значительно реже — по северному склону Большого Кавказа; представляет большую ценность во флоре КМВ с ботанико-географической точки зрения.

16. *Sagittaria sagittifolia* L. — в солоноватых озерках близ г. Минеральные Воды (М. Воды). Собрана однажды В. Е. Погореловым в 1971 г. Широко распространенный палеарктический вид, на Кавказе встречается редко; был известен из Закавказья, а на Северном Кавказе — в низовьях рек Кумы и Кубани.

17. *Tulipa australis* Link — на сухих щебневатых, частично закустаренных склонах. Найдена небольшая колония из 50—70 экземпляров лишь в одном месте на горе Лысой. Средиземноморский вид. Указан Е. В. Вульфом для Крыма (Гербарий Никитского ботанического сада в Ялте).[6]

18. *Typha laxmannii* Lepech. — в долине р. Подкумок по болотистым местам и в воде. Нередки обширные заросли. Средиземноморско-палеарктический вид, на Кавказе встречается спорадически.

Б. Виды, редкие для района КМВ

19. *Artemisia santonica* L. — по солончакам и солонцам кое-где в окрестностях М. Вод и по берегам Лысогорских озер. Местами обильна.

20. *A. taurica* Willd. — в окрестностях М. Вод на солонцах и солончаках в немногих местах, но обычно плотными скоплениями.

Оба этих вида приводятся Т. Г. Леоновой (1969, 1971) в целом для равнинной части Предкавказья.

21. *A. pontica* L. — на степных, обычно закустаренных участках с осолоделыми почвами. Указывалась А. А. Гроссгеймом (1934) для Терского флористического округа в целом.

22. *Brachypodium rupestre* (Host) Roem. et Schult. — встречается изредка на сухих каменистых и щебневатых склонах гор.

23. *Campanula alliariifolia* Willd. — среди зарослей дуба скального по южному склону горы Машук на щебневатой эродированной почве. Обнаружена лишь в одном месте в небольшом количестве экземпляров. Одно из наиболее северных местонахождений этого малоазийско-кавказского вида.

24. *Centaurea kubanica* Klok. — по склонам гор, например на Машуке, на каменистых и щебневатых сухих почвах. Северокавказский вид, недавно описанный Клоковым (1963). Ареал его еще мало выяснен.

25. *Elytrigia pulcherrima* (Grossh.) Nevski — растет кое-где по степным склонам и курганам близ горы Лысой. Б. П. Саблиной обнаружен также по остепненным лугам на склонах отрогов Джинальского хребта близ ж.-д. ст. Подкумок (устное сообщение). Ирано-кавказский горно-степной вид, распространенный шире, чем это считали А. А. Гроссгейм и С. А. Невский (1934).

26. *E. stipifolia* (Širj. et Lavr.) Nevski — на остепненных лугах по склонам отрогов Джинальского хребта (личный гербарий Б. П. Саблиной в г. Пятигорске). Понтийский вид, считавшийся ранее узким эндемом окрестностей г. Харькова. По Н. Н. Цвелеву (1974), распространен шире, в частности на Северном Кавказе.

27. *Halimione verrucifera* (Bieb.) Aell. — встречается в немногих местах на солончаках близ М. Вод и у горы Кинжал. Ирано-туранский вид, весьма обычный, согласно А. И. Галушко (1967), на соответствующих

---

[6] Принадлежность лысогорской популяции к *T. australis* для нас не совсем ясна. Во всяком случае на КМВ обитают две расы из цикла *Sylvestres* Baker: мезофильная, идентичная *T. biebersteiniana*, и ксерофильная, тяготеющая к *T. australis*.

субстратах по всему Северному Кавказу. Однако этот автор в другой свое работе (Галушко, 1963), так же как и Гроссгейм, для Пятигорья его н приводит.

28. *Xeranthemum annuum* L. — по степным склонам от поселка Иноземцево до горы Змейка. Северосредиземноморский вид, во «Флоре СССР указан в целом для Предкавказья.

В. Виды, для которых уточнены местонахождения

29. *Butomus umbellatus* L. — в степных солоноватых озерках в окрестностях М. Вод. Раньше приводился для этой местности И. Ф. Шмальгаузеном (1897), однако Гроссгейм не указывает его даже для всего Терского флористического округа.

30. *Caragana mollis* (DC.) Bess. — на скалистых известняковых склона горы Лысой, пока найдена только в одном месте. Редкий на Кавказ понтийский вид, ранее указывался Гроссгеймом для М. Вод.

31. *C. frutex* (L.) C. Koch — там же; кроме того, на горе Верблю и других горах. Вид, еще более редкий на Кавказе, чем *C. mollis*, известный прежде только из окрестностей Кисловодска и кое-где в Западном Предкавказье. На КМВ встречается чаще предыдущего.

32. *Fragaria moschata* Duch. — среди кустарников на каменистых склонах на горе Лысой. На Кавказе редкий вид, ранее указывался для М. Во Гроссгеймом и для горы Машук — Т. Б. Вернандер (1946).

33. *Galanthus nivalis* L. ssp. *angustifolius* (G. Koss) Artjushenko — в урочище «Армянский лес», по нижнему течению р. Юца, найдено несколько довольно плотных колоний в дубовом лесу. Галушко (1974 указывает для лесов Машука другой вид, а именно *G. caucasicus*. Нам не приходилось видеть подснежник с Машука, но все же представляется что и там растет тот же вид, что и на Юце. Вид нами определен по новейшей монографии З. Т. Артюшенко (1970).

34. *Geranium tuberosum* L. — на горе Лысой по известняковым скалам в западинках с мелкоземом. Найден только в одном месте. Указывался для М. Вод Шмальгаузеном (1895). Средиземноморский вид, на Северном Кавказе не часто встречающийся.

35. *Polygonum salsugineum* Bieb. — встречен нами только в одном месте на солончаке в виде сплошной заросли небольшой протяженности юго-восточнее горы Змейка близ шоссе Ростов—Баку. Гроссгейм указывает этот вид еще для Пятигорска, очевидно, на основании сборов Ф. С. Байерна (Гербарий БИН АН СССР в Ленинграде).

36. *Rubus saxatilis* L. — на горе Бештау на верхней границе леса Встречается редко. Голарктический вид, на Кавказе водится в субальпийском и альпийском поясах. Указывался также для Кисловодска Шмальгаузеном (1895) и Гроссгеймом.

37. *Taraxacum praticola* Schischk. — всюду обыкновенен на лугах лесных полянах, залежах, в кустарниках. Краснoплодные одуванчики ни А. А. Гроссгеймом, ни Б. К. Шишкиным (1964) для Северного Кавказа не приводятся, хотя еще Шмальгаузен (1897) *T. erythrospermum* считал видом, распространенным от Бессарабии до Сарепты и Закавказья. Кроме того, в Гербарии БИНа АН СССР в Ленинграде имеются сборы этого вида из Пятигорска (Проханов, 2 V 1946) и из Ногайской степи (Непли 12 V 1954). Следует отметить, что во всех высотных поясах Большого Кавказа, в том числе и в альпийском, обитают еще не учтенные их расы

II. АДВЕНТИВНЫЕ ВИДЫ

38. *Abutilon theophrastii* Medic. — собран однажды на пустыре в Пятигорске в районе «Белой ромашки». Средиземноморский вид, спорадически появляется по всему Кавказу; на КМВ до сих пор не был зарегистрирован В Буденновском районе Ставропольского края это вполне обычный мусорник и сорняк в садах и виноградниках.

39. *Amaranthus albus* L. — весьма обычен как сорное растение на залежах, пустырях, в огородах и полях. Недавно В. И. Буянкин (1974) показал пути и время расселения этого вида в СССР. Для Кавказа им названы лишь отдельные, притом старые местонахождения, из них на Северном Кавказе указаны единичные места в Дагестане, в устье р. Кубани и в окрестностях Майкопа. Между тем щирица белая широко и повсеместно распространена на Северном Кавказе.

40. *A. blitoides* S. Wats. — весьма обычен как сорное растение в посевах, у дорог. Североамериканский вид, впервые появившийся в СССР в 1908 г. в Средней Азии (Васильченко, 1936); на Кавказе, по Гроссгейму, — с 1939 г. (Тбилиси). В настоящее время широко расселился в средней и южной полосах европейской части СССР.

41. *Aster salignus* Willd. — в пойме р. Подкумок на наносных иловатых почвах, особенно близ горы Лысой. Европейский лесной вид, ранее для Кавказа не был известен.

42. *Cyclachaena xanthifolia* (Nutt.) Fresen. — в долине р. Подкумок близ Кисловодска найдена С. Ф. Джумырко в 1970 г. Кроме того, этот вид был собран В. Е. Погореловым в долине р. Теберды в 1972 г., а нами обнаружен как сорный еще в поселке Мегри Армянской ССР в 1972 г. и в Ставрополе в 1974 г. До сих пор достоверно не был известен с Кавказа.

43. *Diplotaxis muralis* (L.) DC. — обычное сорно-мусорное растение, встречающееся повсюду в районе КМВ. На Северном Кавказе распространено широко, хотя прежде для всего Кавказа указывалось в единичных местах. Расселение его на территории СССР еще мало изучено, но очевидно, что во всей степной, а также и в лесостепной зонах на восток до Волги оно не редкость.

44. *Euphorbia dentata* Michx. — новый для СССР североамериканский сорняк-мусорник, впервые обнаруженный нами в районе КМВ в 1968 г. (Михеев, 1971). Продолжает расселяться и занимать все подходящие субстраты; признаков исчезновения из тех или иных стаций не наблюдается, и можно считать, что он прочно вошел в местную сорно-мусорную флору.

45. *Galinsoga quadriradiata* Ruiz et Pav. — обычен на улицах городов-курортов и в поселках и встречается вперемежку с *G. parviflora*. Для Кавказа этот вид ранее не был известен. В европейской части СССР, видимо, встречается не реже второго вида, но не различался, так как не приводился во «Флорах» и «Определителях». Нам приходилось его наблюдать в изобилии в Москве и в Одессе.

46. *Hibiscus trionum* L. — распространен как сорное растение в огородах и посадках в долине р. Подкумок, особенно близ горы Лысой; в других местах КМВ встречается изредка. Раньше приводился для района КМВ А. П. Овериным (1875) и А. Ризенкампфом (1882), но впоследствии это указание никем не подтверждалось. Нам приходилось видеть это растение также в виноградниках Буденновского района, особенно в долине р. Кумы как вполне обычный сорняк.

47. *Melilotus wolgicus* Poir. — в качестве мусорного растения очень редко встречается по обочинам дорог в степной части КМВ. Понтийско-сарматский вид, для Кавказа указывался Гроссгеймом всего в одном месте (Ордубад).

48. *Myagrum perfoliatum* L. — как сорное растение встречается в посевах, на залежах, по обочинам полевых дорог, нередко довольно обильными скоплениями. Европейско-малоазийский вид, отмечался для КМВ Овериным (1875). Позднее Буш (1908) отрицал возможность произрастания его в этой местности; очевидно поэтому позднейшие исследователи попросту игнорировали указание Оверина.

49. *Nigella damascena* L. — в качестве мусорного растения встречается в городах, поселках, по запущенным огородам, у дорог. Указание Ризенкампфа (1882) о произрастании этого вида в Пятигорье позднее никем не подтверждалось.

50. *Papaver ocellatum* Woronow — встречается спорадически в небольших количествах по обочинам дорог, на залежах, по мусорным местам. Туранский вид, проникший на КМВ из Закавказья или Дагестана.

51. *Rubia iberica* (Fisch. ex DC.) C. Koch — растет в немногих местах у заборов в поселке Иноземцево. Оверин (1875) и Ризенкампф (1882) приводили его для Пятигорья как *R. tinctorium*. В пойме р. Кумы в Буденновском районе встречаются обширные заросли *R. iberica*.

52. *Solanum rostratum* Dun. — в качестве мусорника встречается изредка, но обычно обильно. Этот североамериканский вид, по А. И. Поярковой (1955), в СССР найден на Украине (в том числе в Крыму), на Нижней Волге, в Краснодарском крае и в Закавказье. На Северном Кавказе отмечен Гроссгеймом для Ейска и Майкопа, но, видимо, распространен шире; нам его приходилось видеть как нередкий сорняк в окрестностях гг. Нефтекумска и Буденновска.

53. *Vaccaria hispanica* (Mill.) Rauschert — в посевах, на залежах, брошенных землях. Встречается редко одиночными экземплярами. Широко распространенный в СССР вид, в том числе и на Кавказе. Указание для Пятигорья Оверина (1875) и Ризенкампфа (1882) позднее никем не подтверждалось.

Образцы всех перечисленных видов, за исключением *Rosularia pilosa* и *Elytrigia stipifolia*, у автора имеются.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т. (1970). Амариллисовые СССР. — Бордзиловский Е. И., М. В. Клоков. (1953). Семейство *Papaveraceae* Endl. Флора УРСР, 5. — Буш Н. А. (1906). Заметка о *Papaver albiflorum* Paczoski. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 7, 1. — Буш Н. А. (1908). Семейство *Cruciferae* Juss. Flora caucasica critica, 3 и 4. — Буянкин В. И. (1974). Распространение *Amaranthus albus* L. в СССР. Бот. ж., 59, 6. — Васильченко И. Т. (1936). Семейство *Amaranthaceae* Juss. Флора СССР, VI. — Вернандер Т. Б. (1946). Растительный покров Бештаугорского лесопарка. Уч. зап. МГУ, 97. — Галушко А. И. (1963). Определитель растений сенокосов и пастбищ центральной части Северного Кавказа. — Галушко А. И. (1967). Деревья и кустарники Северного Кавказа. — Галушко А. И. (1974). Ботанические объекты Центрального Кавказа, подлежащие охране. Бот. ж., 59, 5. — Гроссгейм А. А. (1934). Флора Кавказа, 4, 1-е изд. — Гроссгейм А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. — Гроссгейм А. А. (1939—1967). Флора Кавказа, 1—7, 2-е изд. — Клоков М. В. (1953). *Centaurea kubanica* Klok. Флора СССР, 28: Addenda, 27. — Кузнецов Н. И., Н. А. Буш, А. В. Фомин. (1901—1916). Flora caucasica critica. — Леонова Т. Г. (1969). Род *Artemisia* L. Флора Крыма, 3, 3. — Леонова Т. Г. (1971). Критические заметки о полынях подрода *Seriphidium* (Bess.) Rouy европейской части СССР. Нов. сист. высш. раст., 7. — Липский В. И. (1899). Флора Кавказа. Тр. Тифлисск. бот. сада, 4. — Липский В. И. (1902). Флора Кавказа. Дополнение 1. Тр. Тифлисск. бот. сада, 6. — Макаров В. В. (1972). Дикорастущие мяты СССР. Автореф. канд. дисс. — Михеев А. Д. (1971). *Euphorbia dentata* Michx. — американское сорное растение в Советском Союзе. Бот. ж., 56, 11. — Невский С. А. (1934). Род *Agropyrum* Gaertn. Флора СССР, II. — Оверин А. П. (1875). Перечень Пятигорской флоры. Bull. Soc. Imper. naturalistes Moscou, 2. — Пачоский И. К. (1905). Еще о более новых и редких растениях Херсонской флоры. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 6, 3. — Пачоский И. К. (1907). Цветные расы растений. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 8, 2. — Пояркова А. И. (1955). Род *Solanum* L. Флора СССР, XXII. — Ризенкампф А. (1882). Полный список Пятигорской флоры. Bull. Soc. Imper. naturalistes Moscou. — Смолко С. С. (1965). Род *Papaver* L. Визначник рослин України. — Флора СССР. (1964). Алфавитные указатели к тт. 1—30. — Цвелев Н. Н. (1974). Род *Elytrigia* Desv. Флора европейской части СССР, 1. — Черепанов С. К. (1963). Подрод *Jacea* (Juss.) Hayek рода *Centaurea* L. Флора СССР, XXVIII. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). — Шалыт М. С. (1973). Род *Papaver* L. Определитель высших растений Крыма. — Шишкин Б. К. (1964). Род *Taraxacum* L. Флора СССР, XXIX. — Шмальгаузен И. Ф. (1895, 1897). Флора средней и южной России, Крыма и Северного Кавказа, 1 (1895), 2 (1897). — Юксип А. Я. (1960). Род *Hieracium* L. Флора СССР, XXX. — Flora Europaea (1964), 1. Fam. *Papaveraceae* Endl.

Ставропольский
педагогический институт.

Получено 14 II 1976.

УДК 581.9 (470.43+470.56)

В. И. Матвеев, Е. Г. Бирюкова, Н. С. Симакова, А. М. Зотов

О НОВЫХ ДЛЯ КУЙБЫШЕВСКОЙ И ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТЕЙ ВИДАХ РАСТЕНИЙ

V. I. MATVEEV, E. G. BIRYUKOVA, N. S. SIMAKOVA, A. M. ZOTOV. ON THE PLANT SPECIES NEW FOR THE KUIBYSHEV AND ORENBURG REGIONS

Сотрудники кафедры ботаники Куйбышевского педагогического института ежегодно выезжают в экспедиции для изучения растительного покрова Куйбышевской и сопредельных областей. Во время этих экспедиций сделан ряд интересных флористических находок, сведения о которых приводятся ниже.

1. ***Scrophularia umbrosa*** Dum. Впервые найден 21 VII 1974 в долине р. Актушки и впадающих в нее оврагах в окрестностях с. Подвалье (Шигонский р-н Куйбышевской области). Образует густые заросли со значительной примесью *Mentha longifolia* (L.) L., *Lythrum salicaria* L., *Eupatorium cannabinum* L., *Ranunculus repens* L. Почвы здесь топкие, переувлажненные. Большинство растений *S. umbrosa* цвело, некоторые экземпляры имели незрелые плоды. Норичник тенистый — новый вид для Куйбышевской области. Ближайшие местонахождения его известны в Пензенской и Волгоградской областях (Маевский, 1964).

2. ***Zannichellia palustris*** L. В пределах Оренбургской области *Z. palustris* найдена 27 VII 1975 в русле р. Кутулук около с. Екатериновка (Бузулукский р-н Оренбургской области). Формирует обширные заросли на мелководьях вдоль левого берега реки, подпертой расположенной ниже плотиной.

На территории Куйбышевской области *Z. palustris* обнаружена 28 VII 1975 в пруду, созданном на р. Тростянке около с. Скобелево (Борский р-н). Образует заросли вдоль берегов до глубины 50—60 см. Из других видов водных растений встречаются *Potamogeton berchtoldii* Fieb., *P. pectinatus* L., *P. lucens* L., *Ceratophyllum demersum* L.

Несколько ранее, 20 VI 1975, *Z. palustris* была найдена в пруду Колхозном недалеко от с. Чубовка (Кинельский р-н Куйбышевской области). Пруд слабопроточный, создан на базе правобережного притока р. Падовки. *Z. palustris* образует заросли в виде пятен с проективным покрытием до 100%. Из других видов встречены *Potamogeton pectinatus*, *P. berchtoldii*, *Chara coronata* Ziz.

Следует отметить, что собранные в данном водоеме экземпляры отличались от типичной формы более крупными размерами, наличием плодов, сидящих на длинных тонких ножках, равных примерно половине длины последних, и длинными тонкими изогнутыми столбиками.

Z. palustris — новый вид для Куйбышевской и Оренбургской областей. Ближайшее местонахождение известно в Саратовской области (Маевский, 1964).

3. ***Galatella dracunculoides*** (Lam.) Nees. Найдена 27 VII 1975 в разреженном дубовом лесу, расположенном на пологом склоне к руслу р. Кутулук недалеко от ее истока (Бузулукский р-н Оренбургской области). Произрастала небольшими группами среди *Zerna inermis* (Leys.) Lindm., *Dactylis glomerata* L. и мезофитного разнотравья. Высота *G. dracunculoides* достигала 80—100 см, большинство растений находилось в цветущем состоянии.

Новый вид для флоры Оренбургской области. Ближайшее местонахождение известно в Волгоградской области в окрестностях г. Красноармейска (Станков, Талиев, 1957; Маевский, 1964).

Гербарные экземпляры *Scrophularia umbrosa*, *Zannichellia palustris* и *Galatella dracunculoides* хранятся на кафедре ботаники Куйбышевского педагогического института.

ЛИТЕРАТУРА

Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Рычин Ю. В. (1948). Флора гигрофитов. — Станков С. С., В. И. Талиев. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР. — Флора СССР. (1934, 1955, 1959). I (1934), XII (1955), XV (1959). — Флора юго-востока европейской части СССР. (1927). — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX).

Куйбышевский
государственный педагогический институт.

Получено 15 II 1976.

УДК 582.542 : 581.9 (47+57)

Ю. А. Котухов

ELYMUS CANADENSIS L. — НОВОЕ ЗАНОСНОЕ РАСТЕНИЕ ФЛОРЫ СССР

YU. A. KOTUKHOV. *ELYMUS CANADENSIS* L. — NEW ADVENTIVE PLANT IN THE FLORA OF THE U. S. S. R]

В августе 1968 г. на восточной окраине Лениногорска (Восточно-Казахстанская область) нами был случайно обнаружен *Elymus canadensis* L. Насколько нам известно из отечественных «Флор», *E. canadensis* не был ранее отмечен вне культуры на территории СССР, хотя выращивается в качестве кормового растения во многих садах Советского Союза и других стран. Естественный ареал *E. canadensis* — Северная Америка, где это растение особенно широко распространено в Канаде.

Растения этого вида были обнаружены в прирусловой части поймы р. Быструхи, на высоте 860 м над ур. м. Встречаются они небольшими группами на галечнике, лишенном другой растительности. Заросли обильно плодоносящие и явно не первой генерации.

Позднее, в 1970 г., в районе отвалов (при слиянии рек Быструхи и Филипповки) данный вид был найден вторично на участках, лишенных растительности; встречается в виде обширных зарослей в отличном состоянии. Создается впечатление, что растение вполне натурализировалось и достаточно широко распространилось. Предполагается, что оно занесено в Восточный Казахстан непосредственно из Канады с семенами цветочных или древесных растений, полученных Алтайским ботаническим садом АН КазССР. *E. canadensis* здесь не культивировался и расселение его произошло по долинам рек.

Собранные экземпляры хранятся в Ленинграде (БИН) и в Алма-Ате (гербарий Института ботаники АН КазССР).

В заключение пользуюсь случаем выразить признательность Н. Н. Цвелеву за определение вышеуказанного растения.

Алтайский ботанический сад
АН КазССР,
Лениногорск.

Получено 27 V 1975.

УДК 632.51 : 631.53.04 (470.342+470.53)

Е. В. Шлякова

СЕГЕТАЛЬНАЯ ФЛОРА ВОСТОКА ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

E. V. SHLYAKOVA SEGETAL FLORA OF EAST FOREST REGION
OF THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R.

Изложены результаты обследования засоренности и видового состава сегетальных сорных растений в посевах на территории Кировской и Пермской областей. Охарактеризованы изменения в засоренности за последние 45 лет. Наиболее обременительными сорными видами посевов являются 10 многолетников и 18 однолетников. Отмечена роль в посевах степных и лесостепных видов и группы видов с сибирско-европейскими ареалами.

Кировская и Пермская области расположены на востоке лесной зоны европейской части СССР. Обследование посевов обеих областей мы проводили в июле—августе 1973—1974 гг. Территории этих областей вытянуты в меридиональном направлении, поэтому северные и южные районы их значительно различаются по характеру растительности. При обследовании мы посетили населенные пункты, расположенные в меридиональном направлении: в Пермской области — окрестности Кеуды, Чернушки, Кунгура, Очера, Добрянки, Соликамска, Чердыни; в Кировской — окрестности Малмыжа, Уржума, Кирова, Мурашей. Кроме того, обследованы посевы в районе Нижнего Тагила Свердловской области. Всего мы посетили 310 полей в 22 хозяйствах.

Обследование производилось по методике, рекомендованной А. И. Мальцевым (1909). Нами просмотрены посевы всех культур, возделываемых в указанных областях. Выявлены 140 сегетальных сорных видов. Биологический состав засорителей полей и наиболее частая встречаемость видов сорных растений в посевах культурных растений разных биологических групп показаны в табл. 1 и 2.

В обеих областях возделываются озимая пшеница (на юге) и озимая рожь (на севере). Чаще других видов в озимых зерновых встречаются из многолетников: *Achillea millefolium*, *Artemisia vulgaris*, *Cirsium setosum*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*, *Equisetum arvense*, *E. sylvaticum*, *Ranunculus repens*, *Silene vulgaris*, *Sonchus arvensis*, *Stachys palustris*, *Tussilago farfara*; из однолетников: *Apera spica-venti*, *Centaurea cyanus*, *Chenopodium album*, *Crepis tectorum*, *Delphinium consolida*, *Erodium cicutarium*, *Erysimum cheiranthoides*, *Fumaria officinalis*, *Galeopsis bifida*, *G. ladanum*, *G. speciosa*, *Galium aparine*, *Gnaphalium uliginosum*, *Lappula myosotis*, *Lapsana communis*, *Myosotis arvensis*, *Polygonum convolvulus*, *Scleranthus annuus*, *Sinapis arvensis*, *Spergula arvensis*, *Thlaspi arvense*, *Tripleurospermum inodorum*, *Vicia hirsuta*, *Viola arvensis*.

ТАБЛИЦА 1

Биологические группы засорителей посевов культурных растений, возделываемых в Кировской и Пермской областях

Хозяйственно-биологические группы культурных растений	Кировская область			Пермская область		
	однолетники	двулетники	многолетники	однолетники	двулетники	многолетники
	число видов					
Озимые	69	1	27	46	7	32
Яровые	91	1	57	43	3	34
Пропашные	66	—	29	42	—	16
Многолетние травы	39	1	45	45	5	53
Однолетние травосмеси	26	—	8	37	2	20

ТАБЛИЦА 2

Сегетальные сорные растения Кировской и Пермской областей, произрастающие в посевах основных возделываемых культур

Вид	Озимые	Яровые	Пропашные	Многолетние травы	Однолетние травосмеси
	число полей (в %), на которых обнаружен данный вид				
Achillea millefolium	20	8	2	20	7
Agrostis gigantea	2	2	—	3	—
A. tenuis	2	—	—	—	—
Alchemilla sp.	—	—	2	5	—
Amaranthus retroflexus	—	—	3	—	7
Anthemis tinctoria	10	1	—	10	—
Apera spica-venti	21	—	1	6	—
Arenaria serpyllifolia	—	—	—	6	—
Armoracia rusticana	5	—	—	—	—
Artemisia absinthium	15	7	1	40	—
A. vulgaris	21	5	4	30	7
Atriplex patula	2.5	7	—	2.5	—
Avena fatua	7	9	—	12	7
Barbarea vulgaris	—	—	—	7	—
Berteroa incana	5	—	—	—	—
Bidens tripartita	—	—	1	—	—
Brassica campestris	2	9	7	12	40
Bunias orientalis	11	5	—	15	2
Capsella bursa-pastoris	22	7	6	30	2
Carduus crispus	1	—	1	—	—
Centaurea cyanus	90	73	55	30	53
C. scabiosa	7	3	—	5	3
Cerastium caespitosum	—	—	—	2	—
Chamaenerion angustifolium	2	1	1.5	2.5	3
Chenopodium album	91	66	70	40	80
Ch. glaucum	—	—	3	—	—
Ch. polyspermum	—	—	3	—	3
Chaenorrhinum viscidum	—	—	3	—	—
Chaerophyllum prescottii	—	1	—	7	—
Cichorium intybus	—	7	—	2	—
Cirsium setosum	70	50	66	41	50
Convolvulus arvensis	30	35	20	35	20
Crepis tectorum	24	4	—	12	10
Delphinium consolida	24	—	—	—	—
Deschampsia caespitosa	—	1	—	—	—
Echinochloa crus-galli	—	—	15	—	—
Echium vulgare	—	—	—	2	—
Elytrigia repens	16	8	1.7	17	10
Equisetum arvense	21	15	42	30	20
E. sylvaticum	30	24	20	10	7
Erodium cicutarium	30	17	30	15	25
Erysimum cheiranthoides	50	34	22	30	40
Euphorbia virgata	15	1	1.5	10	—
E. helioscopia	—	1	7	5	3
Fagopyrum tataricum	—	1	—	—	—
Fumaria officinalis	30	33	45	5	40
Galeopsis bifida	60	54	30	20	20
G. ladanum	30	16	5	37	13
G. speciosa	37	32	46	5	17
Galium aparine	30	19	30	2.5	17
G. mollugo	5	4	—	2	—
Gnaphalium uliginosum	17	—	—	—	—
Gypsophila muralis	10	—	—	10	—
Heracleum sibiricum	2.5	—	—	—	—
Hieracium umbellatum	2.5	—	—	2.5	—
Hypericum quadrangulum	2.5	—	—	2.5	—
Knautia arvensis	12	15	—	3	3
Lactuca serriola	5	1	—	—	—
L. tatarica	2.5	5	1.5	—	—
Lamium amplexicaule	—	5	10	—	—
Arctium tomentosum	2.5	1	—	2.5	—
Lappula myosotis	33	10	3	15	1.7

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	Озимые	Яровые	Пропашные	Многолетние травы	Однолетние травосмеси
	число полей (в %), на которых обнаружен данный вид				
Lapsana communis	20	10	9	7	7
Lathyrus pratensis	2.5	1	—	—	—
Leontodon autumnalis	7	3	—	2.5	—
Lepidium ruderale	5	—	—	—	—
Leucanthemum vulgare	5	—	—	10	—
Linaria vulgaris	7	8	15	30	1
Lithospermum arvense	—	—	1	—	—
Lycopsis arvensis	5	9	20	5	7
Malva neglecta	2.5	1	—	—	—
Matricaria discoidea	7	4	3	2.5	1.3
Medicago lupulina	—	2	—	—	—
Melandrium album	7	6	—	10	3
Melilotus albus	—	—	—	5	—
M. officinalis	—	—	—	5	—
Mentha arvensis	—	—	3	—	—
Myosotis arvensis	42	12	5	7	—
Neslia paniculata	12	11	10	2.5	3
Odontites rubra	—	1	—	—	—
Pastinaca silvestris	10	5	—	5	—
Picris hieracioides	5	—	—	—	—
Pimpinella saxifraga	2.5	4	1.9	2.5	3.3
Pisum arvense	—	—	—	5	—
Plantago lanceolata	—	—	—	2.5	—
P. major	—	—	—	2.5	—
Polygonum amphibium	—	1	5	—	—
P. aviculare	15	3	9	10	—
P. convolvulus	50	54	70	30	30
P. lapathifolium	12	23	55	2.5	23
P. minus	—	1	—	—	—
Potentilla anserina	10	1	5	—	3
P. argentea	—	—	—	10	—
P. intermedia	—	—	—	2.5	3
P. norvegica	5	—	—	20	—
Prunella vulgaris	—	1	—	2.5	—
Ranunculus acris	—	—	—	5	—
R. repens	35	39	40	40	36
Raphanus raphanistrum	2.5	—	—	—	—
Rorippa islandica	2.5	—	—	—	—
Rumex acetosella	15	4	—	33	—
R. crispus	5	—	—	—	—
R. longifolius	—	4	2.5	5	—
Sanguisorba officinalis	—	—	1	5	—
Scleranthus annuus	19	1	15	—	—
Sedum purpureum	—	2	1	—	—
Senecio vulgaris	—	—	1	5	—
S. jacobaea	1	1	—	1	—
Setaria glauca	—	—	10	—	—
Silene vulgaris	22	13	10	23	—
Sinapis alba	—	1	2.5	—	—
S. arvensis	20	41	76	17	32
Sonchus arvensis	33	59	98	90	47
Spergula arvensis	33	—	8	2.5	3
S. sativa	12	25	15	22	30
Spergularia rubra	2.5	—	—	5	—
Stachys annua	—	2	—	—	—
S. palustris	20	30	41	12	20
Stellaria graminea	10	3	41	18	—
S. media	15	10	40	7	1.2
Tanacetum vulgare	—	—	—	2.5	—
Taraxacum officinale	15	2	5	25	3
Thlaspi arvense	34	13	1.1	10	10
Trifolium arvense	2.5	1	—	—	—
T. repens	2.5	1	—	—	—
Tripleurospermum inodorum	72	24	3	45	30

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	Озимые	Яровые	Пропашные	Многолетние травы	Однолетние травосмеси
	число полей (в %), на которых обнаружен данный вид				
Tussilago farfara	20	10	7	28	7
Veronica arvensis	5	3	1.5	—	—
V. serpyllifolia	2	—	—	—	—
Vicia angustifolia	5	—	1.5	—	—
V. cracca	5	3	—	2.5	—
V. hirsuta	42	31	10	7	3
V. sativa	12	7	1.3	—	—
Viola arvensis	62	19	16	33	10
V. tricolor	—	1	—	—	—

Примечание. Латинские названия видов даются по «Флоре СССР» (1934—1964), «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964), «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР“, тт. I—XXX» С. К. Черепанова (1973).

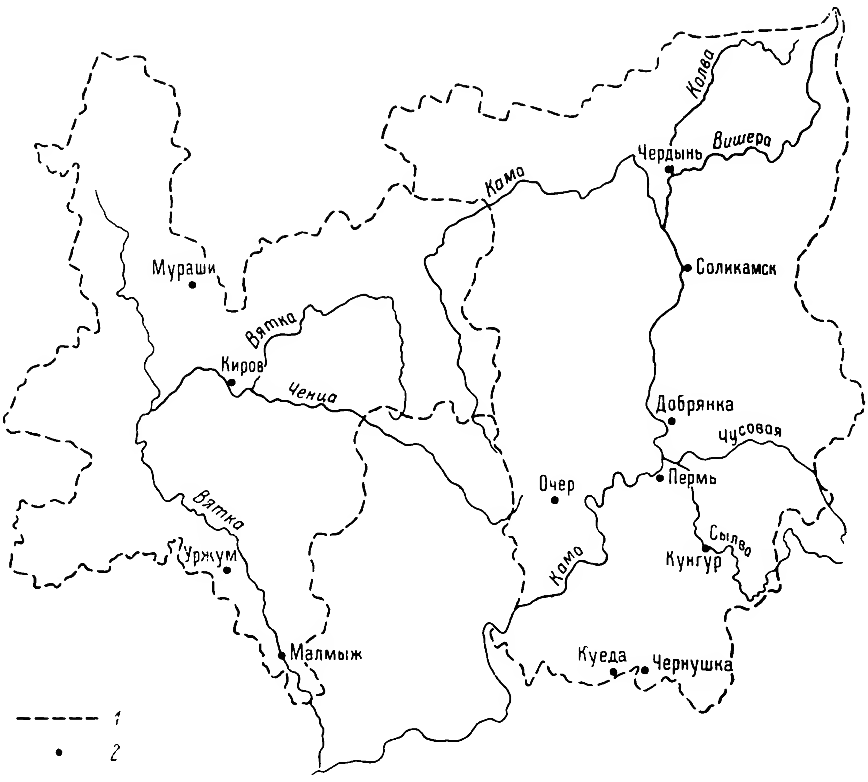
Из яровых культур, в обеих областях возделываются ячмень, овес, яровая пшеница, гречиха. Высота зерновых культур в год обследования колебалась от 100 до 130, гречихи — до 70—80 см. Основными засорителями посевов яровых культур являются из многолетников: *Cirsium setosum*, *Convolvulus arvensis*, *Equisetum sylvaticum*, *Sonchus arvensis*, *Stachys palustris*; из однолетников: *Centaurea cyanus*, *Chenopodium album*, *Erysimum cheiranthoides*, *Fumaria officinalis*, *Galeopsis bifida*, *G. speciosa*, *Galium aparine*, *Polygonum convolvulus*, *P. lapathifolium*, *Raphanus raphanistrum*, *Sinapis arvensis*, *Spergula sativa*, *Tripleurospermum inodorum*, *Viola arvensis*. Посевы яровых культур, обработанные гербицидом 2,4-Д, были чистыми от сорняков.

В пропашных культурах (картофель, капуста, кормовая свекла, морковь, кукуруза) в обеих областях сорные растения произрастают в рядках; междурядья в результате механических обработок, как правило, чистые. Основными засорителями посевов этих культур являются из многолетников: *Cirsium setosum*, *Equisetum arvense*, *E. sylvaticum*, *Sonchus arvensis*, *Stachys palustris*; из однолетников: *Centraurea cyanus*, *Chenopodium album*, *Erodium cicutarium*, *Erysimum cheiranthoides*, *Fumaria officinalis*, *Galeopsis bifida*, *G. speciosa*, *Galium aparine*, *Lycopsis arvensis*, *Polygonum convolvulus*, *P. lapathifolium*, *Raphanus raphanistrum*, *Sinapis arvensis*, *Stellaria media*.

Из многолетних трав в Пермской и Кировской областях в основном выращивают клевер, а в южных районах — люцерну. Из многолетних сорных растений в их посевах наибольшее засорение вызывают *Achillea millefolium*, *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Cirsium setosum*, *Convolvulus arvensis*, *Equisetum arvense*, *Linaria vulgaris*, *Rumex acetosella*, *Sonchus arvensis*, *Taraxacum officinale*, *Tussilago farfara*; из однолетних сорняков: *Capsella bursa-pastoris*, *Centaurea cyanus*, *Chenopodium album*, *Galeopsis bifida*, *G. ladanum*, *Polygonum convolvulus*, *Potentilla norvegica*, *Tripleurospermum inodorum*, *Viola arvensis*.

Однолетние травосмеси состоят из овса и вики; овса и подсолнечника; подсолнечника и вики; подсолнечника, вики и овса; овса и гороха. Наиболее часто в таких посевах встречаются из многолетних сорняков: *Cirsium setosum*, *Convolvulus arvensis*, *Equisetum arvense*, *Ranunculus repens*, *Sonchus arvensis*, *Stachys palustris*; из однолетних: *Brassica campestris*, *Centaurea cyanus*, *Chenopodium album*, *Erysimum cheiranthoides*, *Erodium cicutarium*, *Fumaria officinalis*, *Galeopsis bifida*, *Polygonum convolvulus*, *P. lapathifolium*, *Sinapis arvensis*, *Spergula sativa*, *Tripleurospermum inodorum*.

О сорных растениях Кировской и Пермской областей имеются работы, в которых рассматриваются как флористический состав, так и степень



Схематическая карта Кировской и Пермской областей.

1 — границы областей; *2* — пункты, в окрестностях которых обследовались видовой состав сорняков в посевах и засоренность полей.

засоренности посевов (Сюзев, 1912; Поварницын, 1921; Хребтов, 1924, 1926а, б, 1927, 1930, 1937; Боков, 1925; Рудавская-Лукаш, 1926; Решетников, 1927; Колокольников, 1931; Шебалина, Зубарева, 1972). В литературе отмечается высокая засоренность посевов в 20—30-х годах (Решетников, 1927; Хребтов, 1930) и посевного материала (Боков, 1925). В Кировской области в 30-х годах насчитывалось 255 видов сорных растений (Колокольников, 1931), в Пермской в 30-х годах — 245 (Хребтов, 1930). Проведенные нами исследования показали, что засоренность посевов значительно снизилась, стал беднее видовой состав сорняков. В настоящее время их насчитывается около 150 видов. Изменение видового состава сорных растений и распределение их по ярусам представлены в табл. 3 и 4.

Как показывает табл. 3, за 4 десятилетия число сорных видов стало значительно меньше.

При сравнении данных А. А. Хребтова с нашими отмечено также значительное сокращение числа видов, обилие которых в посевах равно 3 и 4 баллам. Если в 1930 г. в Кунгурском и Пермском районах насчитывалось 72 вида, встречающихся в посевах в обилии 3—5 баллов, то, по нашим данным, для обеих областей в настоящее время их насчитывается 66, причем только 19 достигают наивысшего обилия.

Как показывают данные табл. 4, значительно сократилось число видов, засоряющих посевы в I и II ярусах, вследствие этого почти полностью исчезло угнетение культурных растений в этих ярусах. В то же время возросло относительное значение сорняков в III и IV ярусах, хотя абсолютное их количество также снизилось. Благодаря использованию районированных сортов и правильных агротехнических приемов возросло угнетающее влияние культурных растений на сорные, и сорные виды, ранее превосходящие по высоте посевы, теперь достигают только половины или двух третей их высоты (*Pimpinella saxifraga*, *Urtica dioica*).

ТАБЛИЦА 3

Изменение видового состава часто встречающихся сорных растений за 45 лет (данные для Кунгурского и Пермского районов)

Семейство	Данные А. А. Хребтова (1930)	Данные Е. В. Шляковой (1973—1974)
	число видов	
Boraginaceae	6	4
Caryophyllaceae	19	7
Chenopodiaceae	9	3
Compositae	36	21
Cruciferae	23	7
Gramineae	23	6
Labiatae	14	7
Leguminosae	18	5
Polygonaceae	9	5
Ranunculaceae	5	2
Rosaceae	12	1
Scrophulariaceae	16	1
Umbelliferae	11	2

ТАБЛИЦА 4

Изменение ярусной структуры сорных видов в посевах за 45 лет (данные для Кунгурского и Пермского районов)

Ярус	Данные А. А. Хребтова (1930)		Данные Е. В. Шляковой (1973—1974)	
	абсолютное число видов	%	абсолютное число видов	%
I	60	24.7	11	12
II	78	32.2	13	15
III	45	18.4	44	49
IV	60	24	21	24

Примечание. I ярус — сорняки возвышаются над посевами культурных растений; II ярус — сорняки имеют высоту, равную высоте культурных растений; III ярус — высота сорных растений несколько превышает половину высоты культурных растений; IV ярус — высота сорняков меньше половины высоты культурных растений.

Многие сорняки исчезли из посевов (*Leonurus cardiaca*, *Malva sylvestris*). Некоторые сорные виды, занимавшие прежде II ярус, теперь не превышают высоты III яруса (*Anthemis tinctoria*, *Bidens tripartita*, *Carum carvi*) или произрастают только в IV ярусе (*Atriplex patula*).

Наиболее обременительные, по А. А. Хребтову (1937), сорные растения — это 10 многолетников, в том числе *Artemisia vulgaris*, *Bunias orientalis*, *Pimpinella saxifraga*, и 12 видов однолетников: среди них *Crepis tectorum*, *Delphinium consolida*, *Echinochloa crus-galli*, *Fagopyrum tataricum*, *Lycopsis arvensis*, *Pastinaca sylvestris* (по Хребтову — *P. sativa*), которые теперь, как правило, встречаются в посевах в обилии не более 2 баллов.

По сравнению с данными обследования, приведенными Л. Б. Колокольниковым (1931), значительно снизилась в посевах роль некоторых многолетников: *Hypericum quadrangulum*, *Lathyrus pratensis*, *Melandrium album*, *Silene dichotoma*, *Stellaria graminea*, *Pimpinella saxifraga*, а также малолетников: *Bromus secalinus*, *Carum carvi*, *Erysimum cheiranthoides*, *Pastinaca sylvestris*. Исчезли из посевов *Agrostemma githago* и *Lolium temulentum*.

По сравнению с данными Колокольникова (1931) в посевах в окрестностях Уржума и Малмыжа нами зарегистрированы два новых вида, характерных для пропашных культур подзоны широколиственных лесов западных областей СССР — *Chaenorrhinum viscidum*, *Oxalis europea* (Шлякова, 1973); *Oxalis europea* обнаружен в бывшей Вятской губернии в лесу В. А. Поварницыным (1921).

Участие лесостепных и степных по своей экологии сегетальных видов в засорении посевов южных районов Кировской и Пермской областей и проникновение их на север показано в табл. 5, а проникновение в эти области видов, засоряющих иногда обильно посевы в Сибири (их мы называем видами с сибирско-европейскими ареалами) — в табл. 6.

ТАБЛИЦА 5

Степные и лесостепные сегетальные сорные виды в посевах Кировской и Пермской областей

Вид	Малмыж, Куеда, Чернушка	Уржум	Кунгур	Пермь, Очер	Киров
	число полей (в %), на которых обнаружен данный сорный вид				
Amaranthus retroflexus	4	На огородах	4	—	—
Artemisia absinthium	8	6	3	3	—
Cichorium intybus	5	5	—	—	—
Convolvulus arvensis	43	14	8	6	1
Delphinium consolida	3	5	4	4	—
Echinochloa crus-galli	2	—	1	1	4
Euphorbia virgata	9	2	1	1	—
Lactuca serriola	—	—	1	1	—
Lappula myosotis	15	10	5	8	—
Malva neglecta	1	1	3	—	—

ТАБЛИЦА 6

Виды сибирско-европейского ареала в посевах Кировской и Пермской областей

Вид	Пермская область					Кировская область				
	озимые	яровые	пропашные	многолетние травы	однолетние травосмеси	озимые	яровые	пропашные	многолетние травы	однолетние травосмеси
	число полей (в %), на которых обнаружен данный сорный вид									
Anthemis tinctoria	10.3	31.5	—	10.3	—	11	3.3	—	50	—
Bunias orientalis	10.7	3	—	20	—	18	10	—	—	—
Pastinaca sylvestris	10.3	3	—	7	—	—	10	—	11	9
Lactuca tatarica	3.3	—	0.5	10	—	—	18	—	—	—
Neslia paniculata	10.3	15	10.7	3.3	0.5	1	3.3	2.5	—	—

В отличие от более западных частей лесной зоны эта группа сегетальных сорных видов обладает здесь наибольшей активностью: она произрастает в посевах различных по биологии культур. Присутствие этой группы видов в посевах на востоке европейской части СССР в лесной зоне позволяет считать этот регион особым районом сегетальной флоры лесной зоны.

Колокольников (1931) разделил Кировскую область на четыре района сегетальной флоры в соответствии с районированием лесной растительности А. Д. Фокина (1929). Районирование Пермской области по сегетальной флоре, насколько нам известно, отсутствует. В нашей работе мы приняли за основу схему зонального распределения растительности Пермской области В. А. Крюгера (1952): 1) северная зона елово-пихтовых лесов, 2) зона пихтово-еловых лесов, 3) зона пихтово-еловых лесов с липой в древесном ярусе, 4) зона липово-еловых лесов с примесью дуба, 5) зона дубово-еловых лесов. Соответственно этому мы выделяем пять зон сегетальной сорной флоры.

Южную часть Пермской области (5-я зона Крюгера) мы рассматриваем как 1-ю зону сегетальной флоры. Для нее характерны виды из степной и лесостепной экологической группы сегетальных растений, причем некоторые из них сильно засоряют поля: *Convolvulus arvensis* засорено до 60% полей, *Euphorbia virgata* — около 20% полей, *Lappula myosotis* — около 20% полей, *Artemisia absinthium* — более 10% полей. Виды, названные нами как сегетальные сорные с сибирско-европейским распространением — *Neslia paniculata* и *Bunias orientalis*, — засоряют в этой зоне зерновые культуры. *Knautia arvensis* произрастает здесь в посевах зерновых. В южной части этой зоны в посевах многолетних трав встречается *Dracocephalum thymiflorum*.

Наша 2-я зона соответствует 4-й зоне В. А. Крюгера. В южной части этой зоны еще встречаются виды из экологической группы сегетальных степных и лесостепных сорных растений: *Convolvulus arvensis* засоряет до 10% полей, *Lappula myosotis* — 7% полей, *Artemisia absinthium* — 6% полей, *Delphinium consolida* — 6% полей, *Euphorbia virgata* — 6% полей. Однако значительную роль в посевах всех культур уже играют виды лесной зоны, такие как *Artemisia vulgaris* (засоряет 30% полей) и *Lycopsis arvensis* (засоряет 20% полей), в пропашных культурах произрастают *Euphorbia helioscopia* и *Lamium amplexicaule*. Вид с сибирско-европейским ареалом *Bunias orientalis* произрастает в посевах озимых зерновых и клевера. В соответствии с данными агроклиматического районирования ко 2-й зоне мы должны отнести г. Добрянку. Однако, основываясь на материалах Крюгера (1952), а также учитывая характер сорной растительности, мы относим этот населенный пункт к следующей 3-й зоне. Для нее характерно увеличение в посевах роли *Tripleurospermum inodorum* (засоряет 50% полей), *Matricaria discoidea* (засоряет 20% полей), *Achillea millefolium* и *Lapsana communis*.

Наша 4-я зона соответствует 2-й зоне Крюгера. Здесь чаще и уже в посевах всех культур произрастают *Achillea millefolium* (засоряет 12% полей), *Lapsana communis* (засоряет 9% полей), *Tripleurospermum inodorum* (засоряет 20% полей), в зерновых встречается *Plantago major*. В посевах на песчаных почвах обильна *Spergula sativa*. Степные виды *Convolvulus arvensis* и *Euphorbia virgata* в посевах встречены нами по одному разу. Сибирско-европейские виды *Bunis orientalis* и *Pastinaca sylvestris* встречаются единично в 3-й и 4-й зонах. Наша 5-я зона — северо-восточная, мало пригодная для возделывания сельскохозяйственных культур.

ЛИТЕРАТУРА

Боков М. Е. (1925). Крестьянский посевной материал Вятской губернии урожая 1925 г. Вятско-Ветлужский край, 3. — Колокольников Л. Б. (1931). Очерк сорнополевой растительности Вятского края. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 25, 4. — Крюгер В. А. (1952). О зональном распределении растительности р. Камы. Бот. ж., 37, 3. — Мальцев А. И. (1909). Элементы сорной растительности на полях Петербургской губернии. Тр. по прикл. бот., 11, 2. — Поварницын В. А. (1921). Новые виды Вятской флоры. ЖРБО, 6. — Решетников П. Т. (1927). Материалы по изучению сорнополевой растительности Вятского края. Тр. Вятск. науч.-иссл. инст. краев., 3. — Рудавская-Лукаш З. А. (1926). Материалы к флоре Вятской губернии. Тр. Вятск. гос. пед. инст., 1. — Сюзев П. Т. (1912). Конспект флоры Урала в пределах Пермской губернии. — Фокин А. Д. (1929). Краткий очерк растительности Вятского края. В кн.: Вятский край. — Хребтов А. А. (1924). Сорные растения аборигены и колонисты в районе Липовой Горы вблизи г. Перми. Изв. Биол. науч.-иссл. инст. и Биол. станции при Пермск. гос. унив., 2, 1. — Хребтов А. А. (1926а). Материалы по изучению сорной растительности Западной Сибири. Изв. Биол. науч.-иссл. инст. при Пермск. гос. унив., 4 (приложение 4). — Хребтов А. А. (1926б). О дикой конопле. Экономика, 2—3. — Хребтов А. А. (1927). О появлении татарской гречихи *Polygonum tataricum* на Урале. Изв. Биол. науч.-иссл. инст. и Биол. станции при Пермск. гос. унив., 5, 9—10. — Хребтов А. А. (1930). Сорная растительность Пермского и Кунгурского округов. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 3. — Хребтов А. А. (1937). Динамика видового и количественного состава сорных растений на колхозных полях Пермского района. Сб. науч.-иссл. работ Перм. с.-х. инст., 6. — Шебалина И. А., Л. А. Зубарева. (1972). К флоре восточных и северо-западных районов Кировской области. В кн.: Материалы исследований по флоре и растительности. Киров. — Шлякова Е. В. (1973). К распространению сорных растений в лесной и лесостепной зонах УССР. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 49, 1.

Ленинград. Получено 28 VII 1975.

УДК 581.4 : 581.46 : 631.574.4 : 582.542

В. А. Банникова

МОРФОЛОГИЯ СОЦВЕТИЯ И ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ *ZIZANIA LATIFOLIA* (GRISEB.) STAPF

V. A. BANNIKOVA. MORPHOLOGY OF PANICLE AND PECULIARITIES OF FLOWERING OF *ZIZANIA LATIFOLIA* (GRISEB.) STAPF

Метелка цицании широколистной *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf содержит 4 типа цветков: обоеполые, женские, мужские и функционально мужские. Женские цветки сосредоточены на верхушке метелки и в верхней части осей II порядка. Ниже женских цветков расположены немногочисленные обоеполые цветки. В средней и нижней частях метелки и в нижней части осей II порядка преобладают мужские и функционально мужские цветки. Во время цветения метелка цицании широколистной последовательно проходит 3 фазы. 1-я фаза (раскрываются только женские цветки) длится 7—11 суток, 2-я фаза (цветут обоеполые и женские цветки одновременно с немногочисленными мужскими и функционально мужскими цветками) — 2—3 суток, 3-я фаза (в большом числе раскрываются мужские и функционально мужские цветки, а также единичные обоеполые и женские цветки) — 7—13 суток.

Цицанию широколистную *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf долгое время относили к группе однодомных (моноэцичных) злаков. По данным Р. Ю. Рожевица (1934, 1937), в верхней части соцветия расположены пестичные, а в нижней — тычиночные колоски. Позднее В. Н. Гусева (1967) установила, что наряду с однополыми цветками метелка содержит также и обоеполые. В связи с этим цицанию широколистную следует считать полигамным растением (Дарвин, 1948). Особенности цветения и опыления злаков в зависимости от наличия у них разных типов цветков почти не изучены (Пономарев, 1964). В частности, литературные данные о цветении цицании широколистной весьма ограничены и касаются в основном сроков ее цветения в течение суток (Бондарев, 1959; Галкина, 1964; Сорокина, 1972).

Нашей целью было изучение морфологического строения соцветия цицании широколистной и особенностей ее цветения в зависимости от расположения в соцветии разных типов цветков. Исследования проводились в августе—сентябре 1972—1974 гг. в окрестностях г. Перми. При антэкологических наблюдениях мы использовали методику А. Н. Пономарева (1960). Количество различных типов цветков подсчитывали на 10 соцветиях.

Соцветие цицании широколистной — крупная метелка (рис. 1) длиной 50—60 см. Главная ось соцветия, или ось I порядка, выходит из влагалища верхнего листа и является продолжением стебля. От главной оси соцветия отходят оси II порядка, расположенные мутовчато (рис. 2). В верхней части метелки от узлов отходят по 2 оси II порядка, в средней и нижней частях — по 3—5 осей II порядка. Самый нижний узел несет только одну ось II порядка, менее длинную по сравнению с расположенными выше осями. Количество узлов на главной оси соцветия может достигать 12.

На осях II порядка формируются более короткие оси III порядка, на которых в средней и нижней частях метелки находятся оси IV порядка. Каждая ось заканчивается колоском.

Колоски цицании широколистной одноцветковые и лишены колосковых чешуй. По нашим наблюдениям, метелка имеет 4 типа цветков: обоеполые, женские, мужские и функционально мужские (рис. 2). Функционально мужские цветки в принципе такого же строения, как и обоеполые, но отличаются от последних меньшими размерами пестика. Длина его не превышает 2 мм, а рыльца настолько малы, что не выдвигаются из цветка и не улавливают пыльцы.

Общее количество всех типов цветков в метелке равно 680—782. Особенно многочисленны мужские и функционально мужские цветки. Суммарное количество их составляет 382—525. Преобладание в метелке мужских и функционально мужских цветков увеличивает продуцирование пыльцы и тем самым повышает шансы перекрестного опыления при помощи ветра. Женских цветков значительно меньше (110—256 на одну метелку). Очень мало в метелке обоеполых цветков — 36—70.

В расположении цветков разных типов относительно осей I и II порядков обнаружена определенная закономерность. Главная ось соцветия заканчивается на верхушке женскими цветками. В самой верхней части метелки также расположены только женские цветки. Ниже их, в верхней части соцветия, находятся обоеполые цветки. В средней и нижней частях метелки преобладают мужские и функционально мужские цветки.

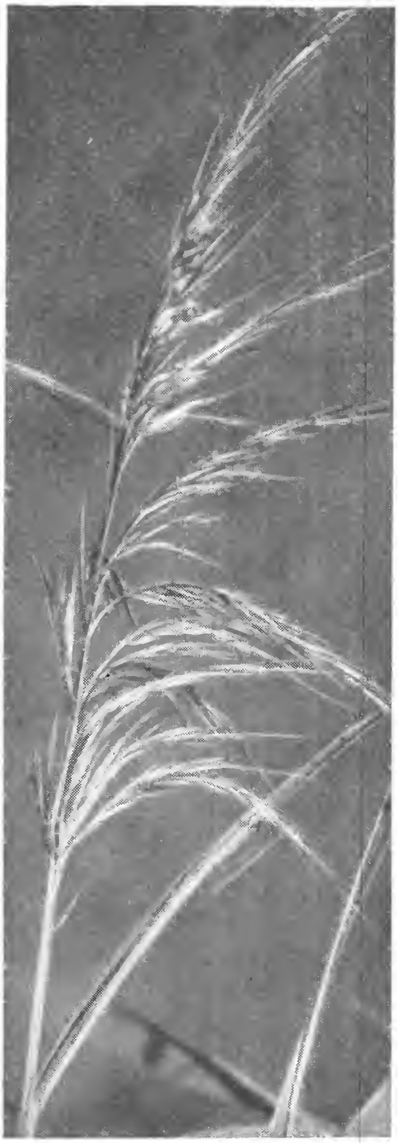


Рис. 1. Соцветие цицании широколистной *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf.

Аналогичное расположение разных типов цветков можно наблюдать на осях II порядка в средней и нижней частях метелки. На верхушке осей II порядка находятся женские цветки, ниже их — 1—3 обоеполых цветка, большое количество мужских и функционально мужских цветков. Мужские цветки в основном расположены на нижних осях III порядка.

Таким образом, женские цветки находятся не только в верхней части метелки, как это отмечалось в литературе (Рожевиц, 1934, 1937), но также в средней и нижней ее частях. Чем ниже в соцветии расположена ось II порядка, тем меньше она несет женских цветков.

Цветение метелки начинается задолго до полного выхода из влагалища верхнего листа стебля и постепенно распространяется вниз. На осях I и II порядков первыми цветут верхушечные цветки. После выхода из влагалища цветущая метелка становится раскидистой в средней и нижней частях, в то время как в верхней части она остается сжатой (рис. 1). Этим признаком цицания широколистная отличается от многих других метельчатых злаков (Петрова, Николаевская, 1972).

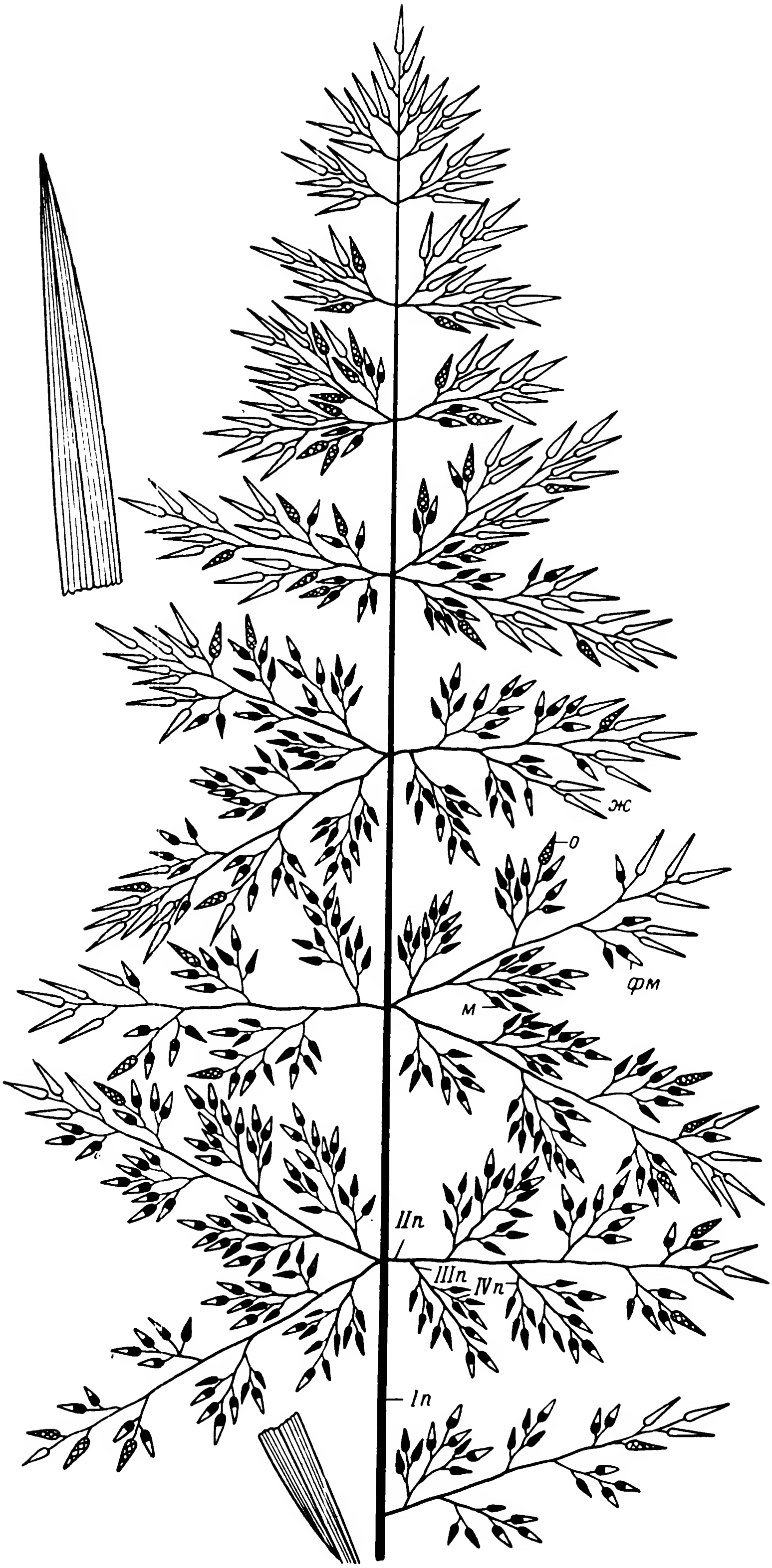


Рис. 2. Схема ветвления соцветия цицании широколистной *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf.

Условные обозначения: Iп — ось I порядка (главная ось соцветия), IIп — ось II порядка, IIIп — ось III порядка, IVп — ось IV порядка; цветки: *ж* — женский, *о* — обоеполый, *фм* — функционально мужской, *м* — мужской.

В цветении метелки цицании широколистной можно выделить 3 фазы. 1-я фаза длится 7—11 суток. В этот период раскрываются только женские цветки, расположенные в верхней части метелки. Зацветание находящихся ниже обоеполых цветков свидетельствует о начале 2-й фазы; продолжительность ее 2—3 суток. Обоеполые цветки немногочисленны и цветут вместе с женскими цветками. Одновременно происходит раскрывание небольшого количества функционально мужских и единичных мужских цветков. Затем наступает 3-я фаза цветения, которая продолжается 7—13 суток. На метелке в большом количестве раскрываются мужские и функционально мужские цветки. В это же время цветут немногочисленные женские цветки, расположенные в верхней части осей II порядка, и единичные обоеполые цветки. Общая продолжительность цветения метелки цицании широколистной составляет 16—27 суток.

Расположение женских цветков в верхней части соцветия и на концах осей II порядка является приспособлением к перекрестному опылению. Однако строго перекрестное опыление происходит только в 1-ю фазу цветения метелки. В дальнейшем вполне возможна гейтоногамия, особенно на 3-й фазе цветения. В связи с этим представляет интерес изучить завязывание зерновок в женских цветках, расположенных в разных частях метелки.

ЛИТЕРАТУРА

Бондарев М. И. (1959). Опыт акклиматизации цицании водной (озерный рис) и цицании широколистной на Украине. Бюлл. Гл. бот. сада АН УССР, 33. — Галкина Н. В. (1964). Опыт разведения водяного многолетнего риса (*Zizania latifolia* Turcz.) в водоемах Ташкентской области. Узб. биол. ж., 1 — Гусева В. Н. (1967). Некоторые результаты интродукции цицании широколистной в Западной Сибири. Растит. ресурсы, 3, 1. — Дарвин Ч. (1948). Различные формы цветков у растений одного и того же вида. Соч., 7. — Петрова Л. Р., Т. С. Николаевская. (1972). Некоторые особенности морфологического и анатомического строения соцветия *Dactylis glomerata* L. Бот. ж., 57, 4. — Пономарев А. Н. (1960). Изучение цветения и опыления растений. Полевая геобот., 2. — Пономарев А. Н. (1964). Цветение и опыление злаков. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 114. — Рожевиц Р. Ю. (1934). *Zizania* L. Флора СССР, 2. — Рожевиц Р. Ю. (1937). Злаки. — Сорокина Г. А. (1972). Экология прорастания и морфология зерновок цицании широколистной в связи с вопросом о ее семенном размножении. Канд. дисс.

УДК 582.734.3 : 005 (575)

В. В. Пономаренко

СУЩЕСТВУЕТ ЛИ ВИД *MALUS HISSARICA* KUDR.?

V. V. PONOMARENKO. DOES THE SPECIES *MALUS HISSARICA* KUDR. EXIST?

Приводятся новые данные о яблоне гиссарской. Впервые она была описана с Гиссарского хребта С. Н. Кудряшевым как самостоятельный вид. Нами выяснено, что в районах этой яблони распространен очень полиморфный вид *Malus sieversii*, который характеризуется большой изменчивостью. Яблоня гиссарская по комплексу морфологических и биологических признаков не отличается от яблони Сиверса. Отличия ее по размерам плодов и длине плодоножек не могут служить достаточным основанием для выделения в особый вид. Поэтому мы считаем, что яблоню гиссарскую надо рассматривать как разновидность яблони Сиверса *Malus sieversii* var. *hissarica* (Kudr.) Ponom.

Видовой состав дикорастущих яблонь Средней Азии все еще недостаточно изучен. У систематиков нет единого мнения относительно количества произрастающих там видов. В число среднеазиатских яблонь включена яблоня гиссарская *Malus hissarica* Kudr.

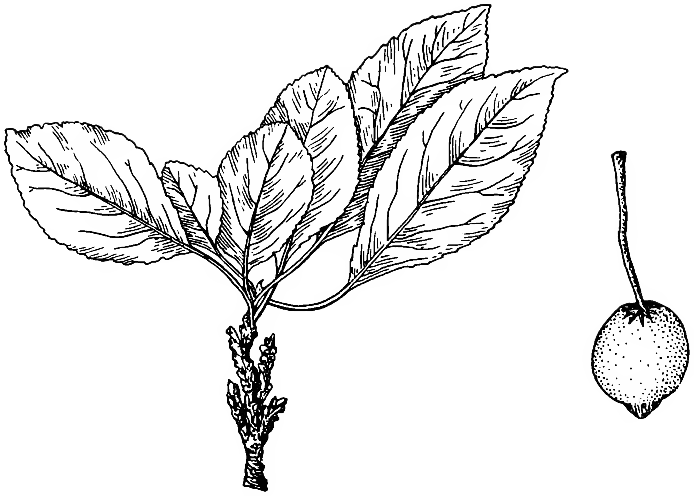


Рис. 1. Образец *Malus hissarica* по Кудряшеву (1950).

Вид этот был выделен С. Н. Кудряшевым в 1937 г. при обследовании им плодовых растений Шахрисябзского района Узбекской ССР. Диагноз этого вида был напечатан в 1950 г. после смерти Кудряшева. В этой публикации приводится рисунок плода и побега с листьями (рис. 1) и отмечается, что описываемый новый вид яблони близок к яблоне Сиверса. Кудряшев (1950) указывает, что *M. hissarica* отличается от *M. sieversii* следующими особенностями: плоды его мельче, плодоножка длиннее, чашечка расположена на выпуклой или плоской поверхности плода, листья с более острыми зубцами. Описанный образец № 1330 этой яблони был собран Кудряшевым с дерева, растущего на северном склоне Гиссарского хребта в бассейне реки Танхас на мелкоземистых или мелкоземисто-щебнистых почвах в поясе древесно-кустарниковой растительности.

Кудряшев пишет, что ареал нового вида еще детально не изучен и, вероятно, он является эндемом Гиссарского хребта.

Кудряшевым были описаны три разновидности гиссарской яблони, отличающихся между собой формой сердечка семенной камеры: 1) var. *heterogena* Kudr. — луковицеобразное сердечко в верхней части плода; 2) var. *variegata* Kudr. — округлое сердечко в центральной части плода; 3) var. *mironovii* Kudr. — округлое сердечко в верхней части плода.

Описание яблони гиссарской, данное Кудряшевым, было воспроизведено во «Флоре Узбекистана» (Кудряшев, 1955).

Более новых данных о яблоне гиссарской не имеется. Эта яблоня относится к малоизученным видам (Жуковский, 1971). Различные авторы, упоминавшие о яблоне гиссарской, ссылались на публикацию Кудряшева (Бахтеев, 1970; Лангенфельд, 1970; Лихонос, 1974, и др.).

И. Т. Васильченко (1948), обследовав дикорастущие яблони ущелья Кондара в Таджикистане, объединил все формы яблонь в вид *M. hissarica* Kudr., подразделив его по форме, размерам и окраске плодов на 4 группы, включающие 12 разновидностей: 1) плоды шаровидные, 2) плоды конические, 3) плоды сжатые у основания к верхушке, 4) плоды с окрашенной мякотью. В последующей работе, опубликованной в 1963 г., Васильченко расширил ареал этой яблони, объединив в один вид — *M. hissarica* — все дикорастущие формы яблонь Гиссарского хребта. Такого же мнения придерживается П. М. Жуковский (1971), отметивший на Памиро-Алае огромное разнообразие форм яблони гиссарской, которые часто культивируются местными жителями в своих садах.

Иной точки зрения придерживаются Ал. А. Федоров и О. М. Полетико (1954 : 426). По их мнению, «некоторые из этих форм, свойственные отдельным ущельям Гиссарского хребта, полностью не укладываются в диагноз *M. hissarica* и, возможно, могут трактоваться как отдельные виды». По данным В. И. Запрягаевой (1964), все разнообразные формы дикорастущей яблони Гиссарского хребта следует отнести к одному виду *M. sieversii*. В региональных «Флорах» Таджикистана, Киргизии и Казахстана яблоня гиссарская не упоминается, а в работах В. Т. Лангенфельда (1970) и Ф. Д. Лихоноса (1974) она переведена в подвид яблони Сиверса *M. sieversii* ssp. *hissarica* (Kudr.) Lang.

Проведенное нами изучение гербария в Институте ботаники АН Таджикской ССР показало большое разнообразие форм дикорастущей яблони в Средней Азии. Большинство образцов яблони определены как *M. sieversii*. Несколько образцов яблони, собранных В. И. Запрягаевой, Н. В. Лысовой, А. К. Кожиной в ущелье Кондара, имело пометку В. Т. Лангенфельда «яблоня гиссарская», хотя морфологически они не отличались от образцов из других районов Таджикистана и не укладывались в диагноз Кудряшева.

Во время экспедиционного обследования яблонь летом 1975 г. на южном склоне Гиссарского хребта в Таджикистане мы собрали данные о яблоне гиссарской, чтобы выяснить ее таксономическое положение.

Дикорастущая яблоня широко распространена на Памиро-Алае. Она часто произрастает по берегам рек, на северных склонах гор, вблизи населенных пунктов. Много яблонь встречается в бассейне р. Варзоб, на территории Варзобской горной ботанической станции (ущелье Кондара), по берегам рек Сардаи-Миена и Сорбо, на территории заповедника Ромит и т. д.

Среднеазиатская яблоня очень полиморфна по высоте дерева, форме кроны, размеру, форме, зазубренности и опушению листьев, а также по плодам (размер, форма, окраска кожицы и мякоти, вкус и сроки созревания, длина плодоножки).

Изучение живых образцов в коллекциях Всесоюзного института растениеводства, анализ гербарных сборов и сличение описаний яблони, сделанных С. Н. Кудряшевым и И. Т. Васильченко, с признаками деревьев, которые мы наблюдали во время экспедиции, позволили нам подтвердить мнение В. И. Запрягаевой, что дикорастущим видом яблони в Таджикистане является *M. sieversii*.

Полиморфность вида объясняется рядом причин: резко выраженной поясностью в районах произрастания яблони и большими различиями почвенных и климатических факторов. К сожалению, процессы формообразования среднеазиатской яблони до настоящего времени не изучены.

В процессе экспедиционного обследования мы искали яблоню, идентичную описанной Кудряшевым. Найти ее оказалось довольно трудно, так как формы с подобными морфологическими признаками в природе встречаются редко. Подобные яблони были нами обнаружены выше населенного пункта Намонга на юго-восточном склоне Гиссарского хребта на высоте 2200—2440 м над ур. м.; здесь произрастает около 50 таких яблонь. Они находятся на участке с многочисленной сетью горных ручейков, стекающих с ледников. Участок открытый, на нем отсутствуют другие древесные растения за исключением нескольких ив и кустов шиповника.

Деревья старые, высотой 5—9 м, с округлой или шаровидной кроной (рис. 2). Наибольший диаметр кроны (18 м) был отмечен у одного дерева с широкораскидистой кроной. Количество стволов у одного дерева колебалось от 1 до 6. Диаметр штамба на высоте груди 20—60 см. Кора ствола темно-серая, с трещинами, молодые побеги светло-серые.

Листья яйцевидные или широкоэллиптические, 40—65 мм длины и 35—39 мм ширины, с остропильчатым краем, с небольшой оттянутой верхушкой и клиновидным основанием. Черешок 11—13 мм длины, с небольшими прилистниками. У многих растений мы наблюдали сильное повреждение листьев яблоневой молью.

Плоды мелкие, 18—30 высотой и 19—30 мм шириной, округлые или продолговатые, средний вес их 7 г, воронка узкая, неглубокая, блюдце маленькое, без углубления, чашечка закрытая с наплывом. Плодоножка

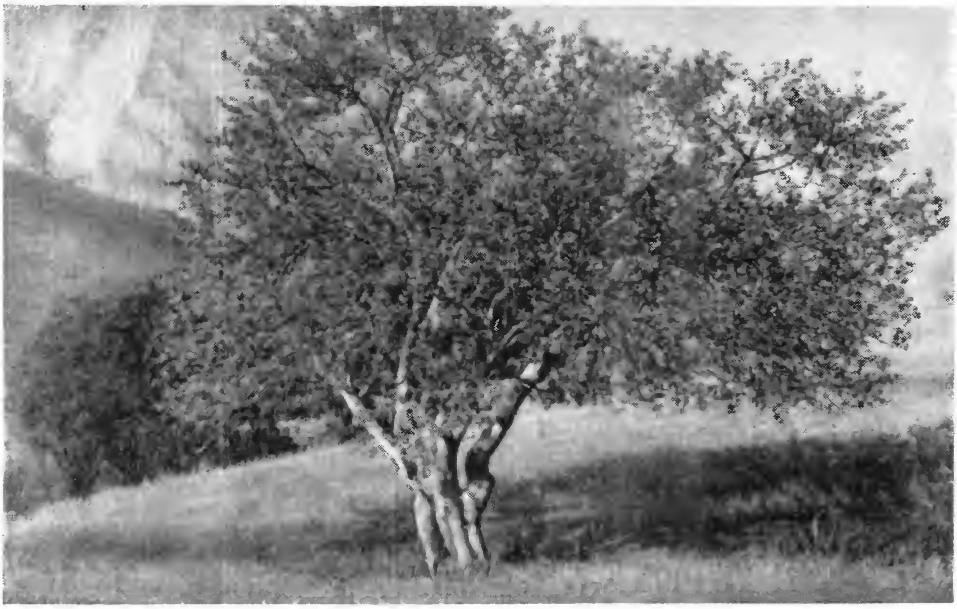


Рис. 2. Общий вид дерева яблони. Юго-восточный склон Гиссарского хребта. Высота 2300 м над ур. м.

длинная, тонкая, превышающая длину плода (рис. 3). Основная окраска зеленая, иногда с румянцем. Вкус кислый. Плоды созревают в сентябре. По рассказам местных жителей у яблони резко выражена периодичность плодоношения.

Возобновление и размножение яблони происходят корневой порослью, возникающей вблизи стволов старых материнских растений. Сеянцев, выросших из семян, мы не находили.

Н. Шавров (1913) изучал яблони бывшего Туркестанского края (Средняя Азия), которые местные жители выращивали в своих садах (перенесенные из леса), происходящие от лучших дикорастущих форм. Одна из описываемых яблонь под названием Сары Алма (Туркестанское Райское яблочко) напоминает яблоню гиссарскую. Плоды у нее мелкие, около 27 мм длины и 28 мм в диаметре, с плодоножками длиной до 45 мм. Он отмечает, что хотя эта форма яблони и мало распространена в садах, но используется населением для варки варенья.

Найденные нами экземпляры яблони гиссарской были изучены, описаны и сравнены с другими формами яблони Сиверса по всем морфологическим признакам.

Яблоня Сиверса в районах Гиссарского хребта очень полиморфна. Высота ее особей довольно различна; они варьируют от кустовидных форм до деревьев, достигающих 12—15 м. Листья бывают узко- и широкоэллиптические, продолговатые, овальные, яйцевидные и округлые, с зубцами края разной величины, с различными опушением и окраской. Встречаются особи с темно-зелеными листьями с красным оттенком из-за нали-

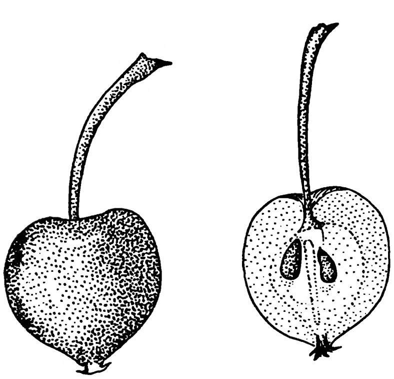


Рис. 3. Плод яблони гиссарской, собранный В. В. Пономаренко в районе населенного пункта Намонга, Таджикская ССР, соответствующий описанию С. Н. Кудряшева (1950).

Высота плода 27, ширина 26, длина плодоножки 33 мм, вес 7 г.

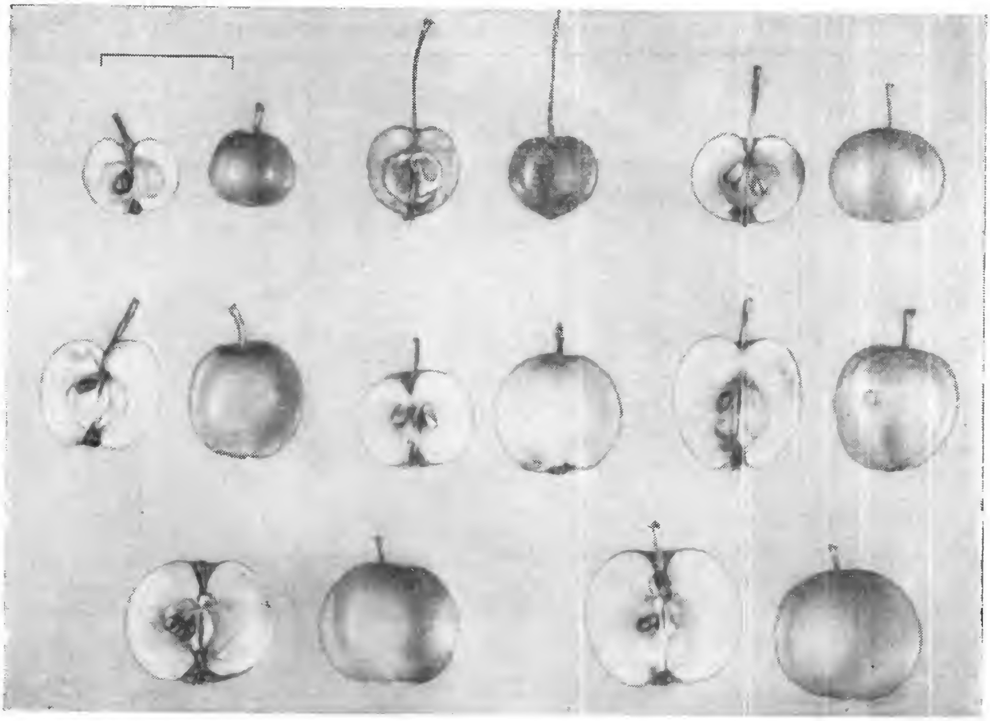


Рис. 4. Плоды яблони Сиверса. Бассейн реки Варзоб, 1975 г. В центре в верхнем ряду *Malus sieversii* var. *hissarica* (Kudr.) Ponom.

чия антоциана. Вследствие сильной изменчивости листьев яблони Сиверса на основании формы пластинки был даже выделен новый вид яблони; М. Г. Попов (1928—1929) выделил форму яблони *M. pumila* var. *persicifolia* M. Pop., произрастающую в районе реки Пскем (Западный Тянь-Шань). Она имеет узкоэллиптические листья, напоминающие листья персика. В то время видовой состав яблонь Средней Азии не был достаточно изучен и считалось, что там произрастают *M. pumila* и *M. sylvestris*. Обрабатывая род *Malus* для «Флоры СССР», С. В. Юзепчук (1939), пользуясь консультацией М. Г. Попова, указал вид *M. sieversii* для этого района. Позднее Г. П. Сумневич (1948) выделил в Узбекистане вид *Malus persicifolia* (M. Pop.) Sumn.

По данным А. В. Гурского (1957), В. И. Запрягаевой (1964), формы с удлиненными или узкими листьями распространены довольно широко в различных районах Средней Азии. Мы наблюдали у яблони отдельные ветви с узкими листьями в кроне с нормальными листьями.

Данные о размерах плодов яблони Сиверса приведены в таблице. Мелкие плоды встречаются реже: например, образец № 1 имел небольшие плоды (средний вес 6.2 г) с короткой плодоножкой. Обычно плодоножки по длине не превышают плод или короче, но встречаются плоды с длинными плодоножками, как, например, у образца № 2 (рис. 4).

Главным морфологическим признаком для выделения яблони гиссарской в особый вид послужили мелкие плоды с очень длинными плодоножками.

Ал. А. Федоров и Ан. А. Федоров (1949) наблюдали сильную изменчивость плодоножек у яблони в южной Киргизии. В некоторых случаях длина плодоножек превышала 4 см. Они приводят рисунок маленького плода на длинной плодоножке (стр. 224). Нами отмечены аналогичные случаи и у других видов яблони, например, на Северном Кавказе в субальпийской зоне; у яблони восточной найдена форма *M. orientalis* var. *subalpina* Ponom. с мелкими кислыми плодами, длинными плодоножками,

Размеры плодов *Malus sieversii* на южном склоне Гиссарского хребта
(средние данные для 30 плодов с одного дерева, урожай 1975 г.)

Номер образца	Длина плода, мм	Амплитуда варьирования длины плода	Ширина плода, мм	Амплитуда варьирования ширины плода	Длина плодоножки, мм	Амплитуда варьирования длины плодоножки
1	20.9±0.3	16—25	23.8±0.4	19—29	15.4±0.5	9—23
2	24.2±0.4	18—30	26.0±0.4	19—30	33.0±0.6	23—45
3	27.6±0.3	25—31	35.0±0.3	31—39	15.0±0.3	10—19
4	27.7±0.4	21—33	29.2±0.5	23—33	13.9±0.6	6—23
5	29.9±0.3	26—35	35.4±0.3	32—40	22.6±0.4	19—27
6	30.7±0.5	24—35	32.6±0.6	25—38	17.2±0.4	9—20
7	31.4±0.4	26—34	31.7±0.3	26—34	16.8±0.4	14—19
8	34.0±0.4	29—38	39.7±0.7	31—46	16.2±0.4	12—20
9	34.6±0.6	26—42	34.1±0.5	27—41	17.8±0.4	15—23
10	34.7±0.6	28—42	40.3±0.6	35—48	19.1±0.7	12—27
Пределы варьирования	—	16—42	—	19—48	—	6—45
Среднее	29.6	—	32.7	—	18.7	—

по морфологии напоминающими плоды яблони гиссарской (Пономаренко, 1975).

Приведенные примеры лишний раз показывают, что в пределах каждого вида *Malus* может быть сильное варьирование морфологических признаков.

Выполненный нами анализ литературных и собственных данных позволяют заключить, что все многообразие форм дикорастущей яблони, произрастающих на Гиссарском хребте, по комплексу признаков относится к виду *M. sieversii*. Описанный Кудряшевым новый вид *M. hissarica* не имеет определенного ареала и представлен малым числом особей. Морфологические отличия его (как, например, размер плода и длина плодоножки) немногочисленны и не могут служить основанием для выделения в самостоятельный вид. Мы считаем эту яблоню разновидностью полиморфной яблони Сиверса.

Malus sieversii var. *hissarica* (S. Kudr.) Ponom. comb. nov. — *M. hissarica* S. Kudr., 1950. Плодовые Шахрисябза, I : 158.

ЛИТЕРАТУРА

Бахтеев Ф. Х. (1970). Важнейшие плодовые растения. — Васильченко И. Т. (1948). Дикая гиссарская яблоня как материал для селекции и гибридизации. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, IV. — Васильченко И. Т. (1963). Новые для культуры виды яблони. — Гурский А. В. (1957). Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. — Жуковский П. М. (1971). Культурные растения и их сородичи. — Запрягаева В. И. (1964). Дикорастущие плодовые Таджикистана. — Запрягаева В. И. (1975). Род *Malus* Mill. Флора Таджикской ССР, IV. — Кудряшев С. Н. (1950). Плодовые Шахрисябза, I. — Кудряшев С. Н. (1955). Род *Malus* Mill. Флора Узбекистана, III. — Лангенфельд В. Т. (1970). Род *Malus* Mill. (систематика, география, филогения). — Лихонос Ф. Д. (1974). Обзор видов в роде *Malus* Mill. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 52, 3. — Пономаренко В. В. (1975). Материалы к познанию яблонь Кавказа. Бот. ж., 60, 1. — Попов М. Г. (1928—1929). Дикие плодовые деревья и кустарники Средней Азии. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 22, 3. — Попова Л. И. (1957). Род *Malus* Mill. Флора Киргизии, VII. — Сумневич Г. П. (1948). Новые виды яблони Западного Тянь-Шаня. Бот. матер. Герб. Инст. бот. и зоол. АН Узб. ССР, XI. — Федоров Ал. А., О. М. Полетико. (1954). Род *Malus* Mill. Деревья и кустарники СССР, III. — Федоров Ал. А., Ан. А. Федоров. (1949). Яблоня Южной Киргизии. В кн.: Плодовые леса южной Киргизии и их использование. М.—Л. — Шавров Н. (1913). Материалы по изучению помологии Туркестанского края. Вестн. садовод., плодовод. и огородн., 11. — Юзепчук С. В. (1939). Род *Malus* Mill. Флора СССР, IX.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 1 XII 1975.

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 632.937.2 : 581.5

М. В. Марков

О НАПРАВЛЕНИИ, РАЗВИВАЕМОМ ДЖОНОМ Л. ХАРПЕРОМ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

M. V. MARKOV. ON THE TREND BEING DEVELOPED IN POPULATION ECOLOGY OF PLANTS BY JOHN L. HARPER

Из большого числа работ Джона Харпера лишь одна напечатана в русском переводе (Харпер, 1964), и поэтому принципы развиваемого им направления в популяционной экологии растений не приобрели широкой известности в нашей стране. А между тем советским геоботаникам желательно ознакомиться с трудами этого исследователя хотя бы потому, что в отличие от отечественных исследований, посвященных почти исключительно популяциям многолетних растений (Работнов, 1950а, б; Уранов, 1960, и др.), в трудах Джона Харпера главным объектом изучения являются популяции однолетних растений. Изучение последних очень важно, поскольку к числу однолетников принадлежит большинство культурных и сорных растений, а без исследования популяционной экологии нельзя разрабатывать вопросы, связанные с засоренностью посевов и повышением урожайности полевых культур.

В одной из своих работ Харпер (Harper, 1968) пишет о трех направлениях в исследовании растительных популяций. Первое из них — изучение распределения растений в пространстве и во времени. Оно осуществляется в форме детального картирования в географическом или экологическом аспектах с последующим выявлением корреляции между распределением растений и физическими особенностями среды. Второе направление — изучение переходов энергии с одного трофического уровня на другой. Третье — исследование динамики растительных популяций; видное место здесь занимают демографические [1] исследования. Этим вопросам и посвящены в основном труды Харпера. В своей работе «Факторы, регулирующие численность растений» (Harper, 1960), Харпер пишет об особых трудностях, с которыми сталкивается «демограф» при изучении популяций многолетников, и тем самым как бы обосновывает свой выбор однолетних растений в качестве объекта исследования. Если пренебречь видами, размножающимися вегетативно, и ограничить наше рассмотрение видами, плотность популяций которых определяется числом выживших проростков, то тем самым удастся устранить один из наиболее путаных факторов в экологическом анализе (Harper, 1960).

Для общей характеристики динамики популяций однолетних растений Харпер и Уайт (Harper, White, 1971) предлагают модель, представляющую собой цикл из четырех фаз, которые проходит одно поколение однолетника.

---

[1] По нашему мнению, термин «демография» во избежание антропоморфических толкований («демос» — народ) в отношении растительных и животных организмов употреблять не следует.

I фаза включает опад семян. В результате этого семена предыдущего поколения пополняют запас жизнеспособных семян в почве, накопленный популяцией в предшествующие годы.

II фаза. Часть свежеосыпавшихся, а также часть уже имевшихся в почве семян прорастают и образуют проростки под контролем среды, действующей как «просеивающий», отбирающий фактор («environmental sieve»).

III фаза. Под непрекращающимся давлением среды происходят рост и развитие растений, а также коррелированные изменения числа и размеров особей популяции.

IV фаза. Продуцирование семян. При этом различные особи по-разному участвуют в формировании вклада в семенной фонд популяции (опад — I фаза). Харпер и Уайт пытаются распространить эту модель и на популяции многолетних растений, несколько ее видоизменив.

Рассмотрим теперь, какие работы проводились Харпером и его сотрудниками с целью изучения популяций однолетних растений в соответствии с фазами, выделенными в предложенной ими модели.

I фаза

Жизнеспособные семена как компонент популяции имеют огромное значение для любого однолетника, но, пожалуй, их роль особенно велика в популяциях сорных однолетников, засоряющих посевы, поскольку культивация оказывает влияние прежде всего на распределение в почве зачатков, ускоряя процессы их заглубления и возвращения на поверхность (Harper, 1957). Исходя из этого некоторыми исследователями была сделана попытка построить модель, в которой динамика популяции однолетника представлена как динамика жизнеспособных семян в почве (Hayashi, Numata, 1967; Roberts, 1970). Подобная модель была построена и Харпером (Harper, 1960). При ее построении Харпер, сознательно отвлекаясь от всех особенностей роста и развития растения, рассматривает их только как способ получения из одного семени многих семян. В модели отражена зависимость численности популяции семян[2] сорного растения на культивируемом участке от четырех важнейших факторов: 1) накопление семян, опавших с растений, перед этим произраставших на данной территории; 2) вторжение семян при их распространении с соседних площадей; 3) внесение в почву вместе с семенами культурного растения семян сорняка, засоряющего посевной материал; 4) отмирание семян (Harper, 1960).

Исследования, проведенные рядом советских и зарубежных исследователей, показали, какое огромное количество семян может накапливаться в почве. Однако, основываясь на данных Бренчли и Уорингтон (Brenchley, Warrington, 1936) о восстановлении в течение двух-трех лет популяции погребенных в почве семян, по известным причинам снизившей перед этим свою численность, до уровня, установившегося за многие годы сельскохозяйственной обработки поля, Харпер предполагает наличие стабилизирующего механизма, который препятствует неограниченному накоплению жизнеспособных семян в почве.

Семена сорняков могут попасть на данную территорию при их естественном рапространении с других участков или, наоборот, с данной территории распространиться на другие участки. Именно распространением обычно пытаются объяснить вспышки засорения (инфестации). Харпер же рассматривает распространение только как способ инициации вспышки засорения и предпосылку ее появления, а собственно инфестация происходит, по его мнению, за счет быстрого размножения популяции сорного растения на новом месте.

---

[2] Харпер довольно часто употребляет термин «популяция семян». У нас принято считать, что жизнеспособные семена входят в состав популяции растения в качестве популяционной группы. Лишь в том случае, когда популяция представлена только этой группой, можно в известном смысле говорить о популяции семян.

При засорении семенами сорняка посевного материала сорный вид может перемещаться от поля к полю, оставаясь всегда связанным с посевом одного культурного растения и одним типом обработки поля, к которому он приспособлен (Harper, 1960). Этим вопросом у нас занимались Н. В. Цингер и Е. Н. Синская, которым принадлежат интересные исследования уподобления семян сорняков семенам культурных растений как пути их приспособления к произрастанию в посевах. Однако для некоторых сорных видов характерен другой, противоположный путь приспособления — дифференциация. При анализе динамики популяций таких растений третий из вышеупомянутых факторов, очевидно, не будет иметь существенного значения.

Об условиях отмирания семян в почве и сохранении их всхожести известно немного. Опыт Дювеля (Harper, 1960) показал, что семена сорняков, характерных для данной местности, дольше остаются живыми при закапывании в почву, чем семена культурных растений или семена сорняков, не свойственных данному району. В соответствии с этим Харпер считает, что одним из факторов, определяющих, какой вид в данной местности станет сорным, является способность его семян сопротивляться особым процессам разложения, характерным для почв местности (Harper, 1960).

Сравнительно недавно Харпер и Уайт (Harper, White, 1971) отметили, что, несмотря на наличие доступных оценок иммиграции и эмиграции семян, их смертности и всхожести, определить все эти параметры у какого-нибудь одного вида в каком-то определенном местообитании никто не пытался.

II фаза

Схема, отражающая динамику жизнеспособных семян, показывает, что запас их в почве периодически уменьшается за счет прорастания части из них. Количество семян, которые прорастут в данный сезон, определяется комплексом механизмов «врожденного» и наведенного покоя (Harper, 1957), которыми обладают семена, и потенциальными возможностями среды, создающей условия, необходимые для прорастания (Harper, 1960). При экологических исследованиях, по мнению Харпера, лучше говорить не о различных типах покоя, а о специфических требованиях семян к условиям прорастания. Под потенциальными возможностями среды Харпер понимает частоту микроучастков, в которых эти требования удовлетворяются («safe-sites» — дословно «спасательные участки»). Гетерогенность поверхности почвы, чередование на ней благоприятных и неблагоприятных микроучастков, играет роль отбирающего фактора — «сита», которое обусловливает прорастание одних семян и непрорастание других. При таком подходе необходимо учитывать следующее.

Во-первых, у одного вида растения может быть два или более типов семян, т. е. иметь место полиморфизм, генетический или соматический (Harper, Lovell, Moore, 1970). Уильмс и Харпер (Williams, Harper, 1965) изучали соматический полиморфизм семян *Chenopodium album*. Было выяснено, что у этого вида образуются два типа семян, черные и коричневые. Семена этих типов предъявляют различные требования к условиям прорастания, и экологическая значимость их различна; благодаря этому марь белая может использовать два типа «спасательных» микроучастков.

Во-вторых, одно и то же семя может менять свои требования к условиям прорастания с течением времени. Так, по данным Попэя и Робертса (Popay, Roberts, 1970), семенам *Capsella bursa-pastoris* для стратификации необходима пониженная температура (4°), после чего они лучше прорастают при более высокой температуре (30°).

В-третьих, сами «спасательные» микроучастки могут быть лишь временно благоприятными для прорастания, в связи с чем надо учитывать не только пространственный, но и временно́й аспект потенциальных возможностей среды.

Исходя из этой концепции, Харпер и Сагар (Sagar, Harper, 1960) показали необходимость соотнесения результатов опытов по проращиванию семян на фильтровальной бумаге в лабораторных условиях с результатами полевых исследований. Специально поставленный опыт показал, что прорастание семян *Plantago lanceolata* в значительной степени зависит от субстрата, в качестве которого были использованы фильтровальная бумага, почва и вермикулит.

В настоящий момент наше понимание регуляции прорастания не идет дальше выявления и изучения отдельных факторов микросреды, которые играют большую роль при отборе семян средой. Температура, влага, запас питательных веществ, глубина заделки, интенсивность спектральный состав света, — все эти переменные наиболее широко используются семенами для «распознавания» условий, в которые они попали. Изучаться эти факторы могут только в экспериментальных системах. В природных же условиях их напряженность и ритмы вряд ли можно регулировать (Harper, White, 1971).

Соглашаясь с Коллером (Koller, 1969), Харпер считает, что эволюция привела к возникновению почти универсальных механизмов, регулирующих прорастание, которые обеспечивают сохранение части семенной продукции и вместе с ней возможность попадания семян в лучшие для вида условия произрастания.

III фаза

Модель предусматривает «просеивание» опавших семян через отбирающее сито среды, которое определяет плотность появляющихся проростков. Дальнейший рост и развитие особей популяции происходят под постоянным влиянием их плотности, так как от нее зависит напряженность внутривидовой конкуренции или, если использовать термин Харпера, — интерференции.[3] В свою очередь интерференция может рассматриваться как фактор, регулирующий плотность популяции по принципу обратной связи. Изучению интерференции посвящено много работ Харпера с сотрудниками (Harper, 1960; Harper, Gajic, 1961; Harper, Mc Naughton, 1962; Harper, White, 1971, и др.), причем в некоторых исследованиях наряду с внутривидовой интерференцией обсуждается также межвидовая (Harper, 1960; Harper, Gajic, 1961, и др.). Рассматривая популяцию как саморегулирующуюся систему, Харпер показал, что в основе ее регуляции лежат две реакции особей на загущение — их гибель и пластичность. Реакция, выражающаяся в гибели части особей, наблюдается у тех видов, у которых увеличивающаяся плотность популяции снижает вероятность выживания особи. К их числу относятся, например, виды рода *Papaver*, популяции которых, по наблюдениям Харпера и Мак-Наутона (Harper, Mc Naughton, 1962), изреживаются в результате загущения.

Пластическая реакция растений на увеличение плотности выражается в уменьшении их размеров и семенной продукции, которое может полностью компенсироваться большим числом особей на единицу площади. Эта компенсация отражается в виде «кривой постоянного конечного урожая» («constant final yield»). Иногда наблюдается сверхкомпенсационная реакция, и тогда зависимость между плотностью и урожаем приобретает характер параболы, как это обнаружено в популяциях *Helianthus annuus* (Clements et al., 1929) и *Vicia faba* (Hodgson, Blackman, 1956). Именно пластическая реакция, подобная той, которую наблюдали Харпер и Гаджик (Harper, Gajic, 1961) в популяциях *Agrostemma githago*, обусловливает свойства популяции как саморегулирующейся системы; эта реакция делает возможным быстрое увеличение числа индивидов при низкой плотности и вместе с тем накладывает авторегуляторное ограничение на дальнейший рост популяции, как только плотность ее станет выше известного предела. Зависимость, отражающая уменьшение веса отдельных растений при увеличении плотности, носит линейный характер. Японские ученые (Yoda et al., 1963) обнаружили закономерность, описываемую уравнением $W = Cp^{-3/2}$, где W — средний вес одного растения, p — плотность, а C — константа, неодинаковая для разных видов. Харпер и Уайт (Harper, White, 1971) приводят результаты проверки применимости этого закона к растениям нескольких видов, подтверждающие его правильность. В другой работе Росс и Харпер (Ross, Harper, 1972) рассматривают значение разновременного появления проростков. Появляющиеся друг за другом растения (или группы растений) образуют «иерархию доминантности» («dominance hierarchy»). Благополучие индивида в большой степени зависит от его положения в этой иерархии, так как при сокращении времени от появления проростков до уборки средний вес одного растения падает очень круто.

---

[3] Термин «интерференция» в силу его расплывчатости мы считаем неудачной заменой термина «конкуренция».

Увеличивающаяся плотность популяции сказывается на частотах распределения индивидов по некоторым признакам. Из нормальной кривая распределения может стать лог-нормальной, положительно асимметричной, причем форма ее остается довольно стабильной даже в случае значительной смертности (Harper, White, 1971). Очень важно, что при изучении распределения особей по тем или иным признакам принимаются во внимание крайние величины. В одной из своих работ Харпер (Harper, Gajic, 1961) указывает, что, оперируя только средними величинами, исследователь теряет много интересной информации о поведении популяций растений.

IV фаза

Как уже говорилось выше, в III фазе в процессе роста и развития популяции некоторые особи могут отмирать, не достигнув зрелости. Оставшиеся растения плодоносят в различной степени, формируя семенную продукцию популяции. Формирование семян, подлежащих опаду (I фаза), и составляет основное содержание IV фазы в динамике растительных популяций. Эта фаза, по-видимому, не изучалась Харпером.

В заключение следует отметить, что в своих исследованиях Харпер многое заимствовал из популяционной экологии животных, которая начала развиваться раньше, чем популяционная экология растений. Его главная заслуга состоит в том, что он применил некоторые принципы популяционной экологии животных к растительным популяциям, учитывая специфические особенности растительного организма. Вновь и вновь появляющиеся работы этого автора свидетельствуют о том, что Харпер продолжает свои теоретические изыскания. Здесь упоминаются и цитируются далеко не все работы Харпера, а только основные, которые необходимы для характеристики развиваемого им направления в популяционной экологии растений.

ЛИТЕРАТУРА

Работнов Т. А. (1950а). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 6. — Работнов Т. А. (1950б). Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. Пробл. бот., 1. — Уранов А. А. (1960). Жизненное состояние вида в растительном сообществе. Бюлл. МОИП, отд. биол., 65, 3. — Харпер Дж. (1964). Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений. В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М. — Brenchley W. E., I. K. Warrington. (1936). The weed seed population of the arable soil. III. The re-establishment of weed species after reduction by fallowing. J. Ecol., 24, 2. — Clements F. E., J. E. Weaver, H. C. Hanson. (1929). Plant competition. — Harper J. L. (1957). The ecological significance of dormancy and its importance in weed control. Proceed. 4-th Intern. congr. Plant Protection, 1. — Harper J. L. (1960). Factors controlling plant numbers. In: The biology of weeds. — Harper J. L. (1968). The regulation of numbers and mass in plant populations. In: Population biology and evolution, Syracuse. — Harper J. L., D. Gajic. (1961). Experimental studies of the mortality and plasticity of a weed. Weed Research, 1. — Harper J. L., P. H. Lovell, I. K. Moore. (1970). The shapes and sizes of seeds. Ann. Rev. Ecol. a. Syst., 1. — Harper J. L., I. H. Mc Naughton. (1962). The comparative biology of closely related species living in the same area. VII. Interference between individuals in pure and mixed populations of *Papaver* species. New Phytologist, 61, 1. — Harper J. L., J. White. (1971). The dynamics of plant population. Proceed. Advanced Study Inst. on Dynamics of Numbers in Populations (Oosterbeek, 1970). — Hayashi I. D., M. Numata. (1967).

Ecology of pioneer species of early stages in secondary succession. Inst. Bot. Mag. Tokyo, 80, 2. — Hodgson G. L., G. E. Blackman. (1956). An analysis of the intfluence of plant densituon the growth of *Vicia faba*. I. The influence of density on the patern of development J. Exper. Bot., 7, 19. — Koller D. (1969). The physiolog- of dormancy and survival of plant in desert environments. In: Dormancy and survival, Sympos Soc. Exper. Biol., 23, 3. — Popay A. I., E. H. Roberts. (1970). Factors. involved in the dormancy and germination of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Med and *Senecio vulgaris* L. J. Ecol., 58, 1. — Roberts E. H. (1970). Viable weed seeds in cultivated soils. Report Natn. Veget. Research. Stn. (1969). — Ross M. A. I. L. Harper. (1972). Occupation of biological space during seedling establishment. J. Ecol., 60, 1. — Sagar G. R., J. L. Harper. (1960). In: The biology of weeds. — Williams J. T., J. L. Harper. (1965). Seed polymorphism and germination. I. The influence of nitrates and low temperatures on the germination of *Chenopodium album*. Weed Research, 5. — Yoda K., T. Kira, H. Ogawa, K. Hozumi. (1963). Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditionions. J. Biol. Osaka City Univ., 14, 4.

Московский
государственный университет.

Получено 21 XI 1974.

УДК 577.169 58

В. Н. Петрова

АБСЦИЗОВАЯ КИСЛОТА — ГОРМОН РАСТЕНИЙ

V. N. PETROVA. ABSCISIC ACID — THE HORMONE OF PLANTS

Фитогормоны, как известно, регулируют рост и развитие растительных организмов, оказывая влияние на ход самых различных процессов жизнедеятельности. Изучение физиологического действия разных гормонов и его механизма, путей их образования и превращения представляет собой одну из актуальнейших задач физиологии и биохимии растений.

К гормонам растений относят индолилуксусную кислоту (ИУК), гиббереллины (ГК) и цитокинины (ЦК). Недавно к ним стали относить еще два вещества: этилен и абсцизовую кислоту. Правда, вопрос о том, являются ли последние два соединения гормонами, до сих пор не совсем ясен. Уже первые сведения о характере действия абсцизовой кислоты показали, что она ингибирует рост. Поэтому некоторые исследователи рассматривают ее как природный ингибитор роста. Однако в последние годы появилось большое количество данных, свидетельствующих, что все известные фитогормоны в зависимости от их концентрации и специфики тканей, на которые они действуют, вызывают не только стимуляцию, но и ингибицию роста (см.: Николаева, 1974). Это обстоятельство заставляет по-новому подойти и к представлениям об абсцизовой кислоте, и к ее физиологической роли.

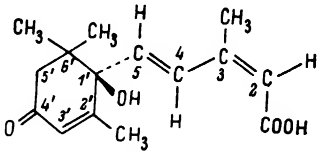
Высокая биологическая активность абсцизовой кислоты (АБК) привлекает большое внимание. За сравнительно короткое время, прошедшее с момента ее открытия, появилось около 1000 публикаций, посвященных различным аспектам ее действия. Известно около 10 обзоров, главным образом иностранных, в которых, к сожалению, обычно не упоминаются работы советских исследователей. Последний обзор советских авторов (Пасешниченко, Гусева, 1970), в котором АБК рассматривается как гормон покоя, в настоящее время несколько устарел. За последние годы появилось много работ, характеризующих совершенно новые стороны действия АБК, в том числе данные, свидетельствующие об ее гормональной природе. В связи со сказанным нам представляется своевременным хотя бы вкратце изложить то, что известно об абсцизовой кислоте в настоящее время: об ее химической природе, путях метаболизма, физиологической роли в жизни растений и механизме действия.

Химическая природа абсцизовой кислоты

Прежде чем приступить к изложению материала, коротко остановимся на истории открытия АБК.

В растениях уже давно находили разные вещества, обладающие ингибиторным действием. Среди них наиболее определенными были сведения о так называемом β-ингибиторе. Его находили в почках, клубнях и других частях растений разных видов. В составе β-ингибитора было идентифицировано несколько веществ фенольной природы. На хроматограммах эти вещества располагаются в одной зоне, что и дало основание обозначать их как единый комплекс. В 1963 г. в Англии Вареинг с сотрудниками исследовали причины перехода древесных растений в состояние покоя. При этом они выделили из зоны β-ингибиторного комплекса экстракта из листьев явора *Acer pseudoplatanus* вещество, обладающее сильным ингибирующим действием. Они назвали его дормином (dormancy — покой). В том же году сотрудники Калифорнийского университета, руководимые Эдикоттом, обнаружили вещества, ответственные за опадение коробочек и листьев *Gossypium hirsitum*, названные ими абсцизинами I и II (abscission — опадение). В то же время в Англии группа исследователей выделила из плодов *Lupinus luteus* вещество, вызывающее их опадение и обладающее ингибиторными свойствами. Дальнейшее изучение показало химическую идентичность всех этих веществ, и в 1968 г. на конференции в Оттаве (Канада), посвященной ростовым веществам, для них было принято общее название — abscisic acid (ABA) — абсцизовая кислота (АБК) (Addicott et al., 1968).

Химическая природа АБК теперь хорошо известна, и разработаны методы ее синтеза. Данные по этому вопросу довольно полно представлены в обзоре Булард с соавторами (Bulard et al., 1972). АБК относится к ряду сесквитерпенов ($C_{15}H_{20}O_4$). Она имеет в своем составе спиртовую и карбоксильную группы, коньюгированную кетогруппу и двойную связь.



Химический синтез АБК был осуществлен вначале из дегидро-β-ионилидена через эндопероксид, а в дальнейшем из α-ионона и из β-ионона. В Советском Союзе АБК была синтезирована Ч. Ш. Кадыровым (Ташкент). Молекула АБК содержит один центр асимметрии (положение *1'* в кольце) и может поэтому существовать в виде двух энантиомерных форм *d*-(+) и *l*-(—). Нативная АБК является правовращающим энантиомером и обозначается как *S*-(+) АБК.

Синтетическая АБК представляет собой рацемическую смесь равных количеств право- и левовращающих форм — *RS*-(±) АБК. Этим объясняются различия между синтетической и нативной АБК в физико-химических и биологических свойствах. Нативная АБК обладает оптической активностью. Биологическая активность (+) и (—) энантиомеров одинакова и весьма значительна. Однако сведений о нахождении (—) энантиомера в растениях нет. У АБК имеются цис- и трансизомеры. Установлено, что биологическая активность трансизомера значительно ниже активности цисизомера. Изучение большого числа различных синтетических, родственных АБК соединений позволило установить, что высокая биологическая активность молекулы АБК обусловлена комбинацией колец с ненасыщенными боковыми цепями в цисконфигурации.

Методы изучения абсцизовой кислоты

Успех изучения путей метаболизма и физиологической роли АБК в растениях в значительной мере зависит от совершенства методов ее выделения, идентификации и количественного определения.

Из растительного материала АБК чаще всего выделяют путем спиртовой (метанольной или этанольной) экстракции. Экстракт подвергают фракционированию, в результате которого переводят в эфир вещества кислой природы. Дальнейшая очистка кислой фракции экстракта производится обычно с помощью бумажной, тонкослойной или колоночной хроматографии.

Идентификацию и количественное определение АБК проводят физико-химическими или биологическим методами. К первым относятся оптические методы, УФ спектрометрия, газожидкостная хроматография (ГЖХ) и некоторые другие. Наиболее специфический метод идентификации АБК основан на ее высокой оптической активности. Молекула АБК имеет полосу поглощения в УФ области спектра с максимумом при 254 нм и обладает ярко выраженным эффектом Коттона с характерными кривыми дисперсии оптического вращения (ДОВ) и кругового дихроизма (КД) (Cornforth et al., 1966). Измерения молекулярной амплитуды ДОВ и КД используются для ее количественного определения (Milborrow, 1967). Однако оптические методы требуют довольно высокой степени очистки АБК, и потери ее при этом могут быть значительными. Чтобы избежать потерь, Милборроу предложил оригинальный метод «рацематного разбавления». Этот метод аналогичен технике изотопного разбавления и основан на добавлении к неочищенному экстракту рацемата АБК. Последующее определение содержания АБК проводится методами ДОВ и УФ спектрометрии, для чего необходим спектрополяриметр высокой чувствительности.

ГЖХ отдельно или совместно с масс-спектрометрией позволяет проводить исследование с минимальной предварительной очисткой и с малым количеством АБК. Интересный вариант ГЖХ, позволяющий определять микроколичества АБК, предложил Лентон с соавторами (Lenton et al., 1971). Метод ГЖХ считается весьма перспективным, так как может применяться для определения и других гормонов и позволяет изучать уровень всех гормонов одновременно.

Физико-химические методы обнаружения и количественного определения АБК пока на получили широкого распространения. Большинство исследователей пользуются биологическим методом. При этом применяются самые различные биотесты, что отражает широту спектра физиологического действия АБК (ускорение опадения черешков у безлистных эксплантантов, ингибиция роста колеоптилей, зародышей, проростков, подавление прорастания семян, синтеза α-амилазы и т. д.). Наиболее специфичными для АБК считаются индукция образования покоящихся почек у древесных растений, ингибиция роста ряски и некоторые другие. Тем не менее для обнаружения АБК на хроматограммах чаще всего используются менее специфичные тесты: ингибиция роста колеоптилей и прорастания семян. Конечно, это нередко приводит к искажению результатов по следующим причинам: 1) хотя АБК и является наиболее активной частью β-ингибиторного комплекса, вопрос о роли других компонентов этого комплекса в биологической активности элюатов из соответствующей зоны хроматограмм до сих пор не решен; 2) при количественных определениях АБК исследователи нередко ограничиваются оценкой реакции биотеста в одной стандартной пробе без разведения. Тем не менее при достаточной очистке экстракта от компонентов β-комплекса и в сочетании с другими показателями (положение ингибитора на хроматограммах, свечение в УФ и т. д.) биотесты могут использоваться для обнаружения и идентификации АБК. Более того, с помощью биотестов можно с достаточной степенью достоверности судить и о содержании АБК. Это возможно, если количество ее в пробе находится в пределах коррелятивной зависимости реакции теста от концентрации АБК. Для этого необходимо получить калибровочные кривые, а определения проводить с различными разведениями элюата (Петрова, 1974).

Биосинтез и метаболизм абсцизовой кислоты

Существует представление, что образование АБК в растениях может происходить двумя путями (Milborrow, 1969; Кефели, 1974). Первый из них происходит по типу прямого химического синтеза из мевалоновой кислоты, которая затем претерпевает серию изменений до АБК. Наиболее вероятным промежуточным соединением при этом является фаренезилпирофосфат. Второй возможный путь — оксидативное расщепление подходящего члена каротиноидного ряда, причем фаренизил-пирофосфат и в этом случае оказывается промежуточным продуктом реакции. Установлено, что под влиянием света некоторые каротиноиды (виолаксантин, лютеин и др.) деградируют до соединений, близких к абсцизовой кислоте по строению и активности. В пользу гипотезы об образовании АБК из ксантофиллов свидетельствует и тот факт, что осенью по мере увеличения содержания последних уровень АБК в листьях также возрастает. Однако образование транс-АБК путем фотоокисления сомнительно, так как стереохимия виолаксантина не допускает такой возможности. Оба пути образования АБК, судя по промежуточным продуктам, настолько близки, что провести между ними резкую границу очень трудно.

До последнего времени не было ничего известно о месте синтеза АБК в растениях. Недавно Милборроу и Робинсон (Milborrow, Robinson, 1973), используя меченые соединения, установили, что АБК образуется в самых различных частях растений. Местом синтеза ее являются хлоропласты. Это было показано на примере плодов, листьев и стеблей авокадо *Persea gratissima*. Позднее АБК была идентифицирована в хлоропластах гороха *Pisum sativum* (Railton et al., 1974). Однако исключить возможность ее синтеза вне хлоропластов, по-видимому, нельзя.

Большое значение для выяснения места образования и характера действия АБК имеет вопрос о возможности ее транспорта в растениях. Наблюдения говорят в пользу того, что она передвигается в растениях. В частности, об этом свидетельствует обнаружение АБК в содержимом проводящих путей флоэмы и реже — в ксилеме. Установлено, что как нативная, так и синтетическая АБК передвигаются в молодых отрезанных сегментах *Coleus iheneltianus* базипетально, а в старых — как базипетально, так и акропетально (Dörffling, 1971). В семенах *Phaseolus vulgaris* передвижение АБК происходило по направлению к различным центрам роста, т. е. в обоих направлениях (Hocking et al., 1972). Передвижение АБК к ростовым центрам свидетельствует об ее гормональной природе, а также о том, что она осуществляет регуляторные функции.

В настоящее время уже известно, что АБК представляет собой лишь одно вещество из группы близких по химической природе и обладающих большей или меньшей биологической активностью соединений. Число известных нативных аналогов АБК пока невелико. К ним относят ее трансизомер глюкозид АБК (абсцизил-β-*D*-глюкопиранозид), фазеиновую кислоту (метаболит С) и ксантоксин. В растениях АБК содержится главным образом в цисформе. Трансизомер находят в небольшом количестве лишь у некоторых видов растений — хлопчатника, земляники, яблони, шиповника (Milborrow, 1970). Вопрос о существовании его в растениях и участие в метаболизме пока спорен, тем более что неизвестен фермент, осуществляющий изомеризацию АБК.

Глюкозид АБК, а также метаболит С были впервые обнаружены в плодах *Lupinus luteus* и *Rosa arvensis* (Milborrow, 1970). Они же были получены и после введения меченой ^{14}C (±) АБК в побеги *Lycopersicon esculentum*, *Phaseolus vulgaris* и *Acer pseudoplatanus*. Их биологическая активность, судя по биотесту с зародышами риса, примерно вдвое ниже активности свободной АБК. Авторы рассматривают глюкозид АБК как ее запасную и транспортную форму. Существование его свидетельствует о том, что в растениях имеется специальный оксидативный механизм, осуществляющий инактивацию АБК. Предполагается, что гидролиз глюкозида в тканях осуществляется с помощью эстераз.

Метаболит С во время экстракции легко превращается в фазеиновую кислоту. Последняя также была обнаружена в тканях некоторых растений, в частности в семенах фасоли и листьях сахарного тростника (Gaskin et al., 1973).

Наиболее интересным аналогом, почти равным АБК по биологической активности, является ксантоксин (Firn et al., 1972). Его присутствие установлено в листьях и побегах разных видов фасоли, гороха, пшеницы и т. д. Сходство химической природы и общность путей биосинтеза АБК и ксантоксина наводят на мысль о возможности их взаимопревращения. Это подтверждается опытами, в которых был осуществлен химический переход ксантоксина в АБК. Известно и о других метаболитах АБК, но ростовая активность их незначительна.

Содержание абсцизовой кислоты в растениях и ее физиологическая роль

Сведения о присутствии АБК в растениях весьма многочисленны, хотя и довольно разнородны (по методам обнаружения), и пока не систематизированы. Она найдена у очень многих покрытосеменных (двудольных и однодольных), у многих голосеменных и у некоторых папоротникообразных (*Pteridium aquilinum*). Установлено, что АБК имеется в различных частях растений как травянистых (злаки, бобовые, картофель и т. д.), так и древесных (авокадо, кокосовая пальма, различные плодовые и лесные растения и т. д.). Сведений о нахождении АБК в различных видах высших растений становится все больше. Что же касается низших растений, то АБК найдена лишь у единичных видов. В большинстве же случаев в низших растениях находят аналог АБК — лунуларовую кислоту. Высказываются предположения, что последняя выполняет у них функцию АБК (Milborrow, 1974).

Данные о количественном содержании АБК в растениях пока очень скудны и мало сопоставимы по причинам методического характера. Максимальное количество АБК — 4.1 мг на 1 кг сырого веса — найдено в плодах *Rosa arvensis*. Богаты АБК старые листья, зрелые плоды, а также покоящиеся почки и семена; в молодых, активно растущих тканях (в листьях, проростках) ее значительно меньше (Dörffling, 1971). Все эти данные свидетельствуют о широком распространении АБК и ее аналогов в растениях и косвенно указывают на их большую роль.

Изучение роли АБК в жизни растений идет двумя путями: с одной стороны, интенсивно изучается нативная АБК в тканях различных растений, с другой — проводятся опыты, в которых исследуется действие растворов синтетической и отчасти нативной АБК на различные процессы жизнедеятельности растений. Прямые доказательства участия АБК в многочисленных разнообразных процессах получены в результате биологических опытов.

Ингибиция роста. Наиболее широко известным действием АБК является торможение роста. Она ингибирует как деление, так и растяжение клеток. Найдено, что АБК, выделенная из растений, сильно тормозит рост колеоптилей, мезокотилей и других частей растений. Подавление роста наблюдалось у гипокотилей, листьев, стеблей и корней. Аналогичное действие на ростовые процессы оказывает и синтетическая (±)АБК (Addicott, Lyon, 1969; Турецкая и др., 1969; Маштаков и др., 1971, и др.).

В пользу участия нативной АБК в процессах роста свидетельствует ее накопление в растениях в связи с задержкой их роста. Так, высокое содержание АБК было найдено у персика и яблони, у которых карликовость обусловлена физиологическими причинами. Эти данные позволили авторам высказать предположение об участии АБК в явлении физиологической карликовости. Что касается генетической карликовости, то различия в содержании АБК в нормальных и карликовых растениях гороха обнаружены не были. Значительное накопление АБК происходит у растений в связи с задержкой их роста при поражении патогенными организмами. Это увеличение количества АБК не только тормозит рост, но и способно вызвать наступление покоя. С этими выводами согласуются и данные, полученные на вилтовых мутантах томатов. Пиненжик и Рудницкий (Pieniazek, Rudnicki, 1971) нашли, что в верхушечных почках яблони *Pyrus malus* уровень АБК выше, чем в боковых. По мнению этих и других авторов, это может быть связано с явлением апикального доминирования.

Большое внимание исследователи уделяют изучению содержания и роли АБК при изменениях возрастного и сезонного состояний растений и их отдельных частей, в частности в связи с явлениями старения и опадения листьев, цветков, плодов и т. д., переходом в состояние покоя, цветением и т. д.

Покой. По мнению Вареинга (Wareing, 1969), характерным и весьма специфичным действием АБК является индукция образования покоящихся почек у древесных растений. Обработка АБК побегов *Betula pubescens* вызывает у нее так же, как у *Acer platanoides*, *A. rubrum* и *Ribes nigrum*, не только полную остановку роста стебля, но и образование покоящихся почек. Индуцирование покоя под действием АБК наблюдалось у изолированных почек клубней картофеля (Shin, Rappoport, 1970). Обработка АБК листьев картофеля способствует усилению роста клубней. Абсцизовая кислота вызывает образование покоящихся почек у изолированных клубней *Begonia evansiana*, *Dioscorea batatas* и *Helianthus tuberosus* (Charnay, Courduroux, 1972). Менее глубокий покой почек наблюдался после обработки АБК сеянцев грейпфрута. В то же время опрыскивание АБК растений некоторых видов винограда, яблони, клена и других видов не сказывалось на образовании покоящихся почек. Исходя из этого некоторые авторы считают, что АБК не вызывает покоя (Perry, Hellmers, 1973). Наиболее убедительные данные о роли АБК в наступлении покоя получены в опытах с водными растениями. Добавление АБК в водную среду таких растений, как *Spirodela polyrrhiza* и *Lemna polyrrhiza*, не только снижает скорость их роста, но и способствует образованию турионов (Thomas, Burne, 1969). Однако и эти авторы отмечают, что чувствительность отдельных клонов указанных растений к АБК различна и поэтому обработка ею не всегда способствует их переходу в состояние покоя.

Подтверждением роли АБК в индукции покоя являются сведения о связи между содержанием этого ингибитора и состоянием растений. Ее содержание высоко в период покоя и снижается при выходе из него. Наиболее убедительные данные такого рода получены для почек ряда древесных растений (*Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus*, *Betula pubescens*, *Ribes nigrum* и др.). Изучение сезонной динамики АБК показало, что содержание ее всего выше в почках осенью, в условиях короткого дня, и минимальное — весной при длинном дне (Wareing, Saunders, 1971). Аналогичные изменения отмечены в покоящихся клубнях картофеля *Solanum tuberosum* и *S. andigenum*, в клубнелуковицах *Gladiolus grandiflorus*, в луковицах *Hyacinthus orientalis* и некоторых других растений.

Широкое распространение получила точка зрения, что АБК играет существенную роль и в покое семян. Однако имеющиеся данные довольно противоречивы. Основным аргументом в пользу роли АБК в покое семян является ее ингибирующее действие на их прорастание в тепле. Обработка растворами АБК семян растений многих видов, обладающих различной глубиной покоя (злаки, древесные растения и т. д.), значительно продлевает их покой. В ее присутствии семена большинства видов вообще не могут прорастать (Кефели и др., 1969; Николаева и др., 1974). Намачивание в АБК подавляет прорастание семян чувствительных как к красному, так и к дальнему красному свету, но у первых эффект подавления наступает при более высокой концентрации. На семенах салата и других растений было показано, что АБК не влияет на первый этап прорастания, для которого необходим свет, а ингибирует лишь дальнейший рост, не зависящий от света. Более слабое ингибирующее действие АБК оказывает на семена, вышедшие из состояния покоя в результате холодной стратификации.

Имеются многочисленные указания на высокое содержание АБК в плодах. Согласно данным Дорффлинга (Dörffling, 1971), содержание ее в плодах томатов *Lycopersicon esculentum* увеличивается по мере их роста, а с наступлением зрелости уменьшается. Однако в мякоти плодов яблони, груши, земляники наблюдается увеличение содержания АБК как в процессе созревания, так и во время хранения. Большой интерес представляет, что высокое содержание АБК в плодах различных видов яблони определяет глубину покоя их семян (Pieniazek, Rudnicki, 1969). Подобная зависимость найдена также у видов розы и хлопчатника. Большинство авторов считают, что АБК, содержащаяся в околоплоднике, является главным фактором, препятствующим прорастанию семян, пока они находятся в плодах.

Большой интерес представляет вопрос о времени появления АБК в семенах и об изменении ее содержания в процессе их созревания. Такие данные имеются только для семян *Acer tataricum* и *Pyrus malus* сорта Антоновка (Николаева и др., 1972). Оказалось, что АБК начинает накапливаться в семенах с самых ранних фаз развития и достигает высокого уровня задолго до наступления их зрелости. Это обстоятельство важно для понимания роли АБК в семенах. Совершенно очевидно, что присутствие ее не препятствует процессам формирования зародыша и других частей семени. В то же время весьма вероятно, что АБК играет большую роль в предотвращении прорастания незрелых семян и индуцировании у них состояния покоя (Петрова, 1974). Однако пока еще не удается проследить достаточно четко связь между состоянием зрелых семян и присутствием в них нативного ингибитора. АБК найдена не только в семенах, которым свойствен глубокий покой (виды *Acer*, *Fraxinus*, *Taxus*), но и в семенах, обладающих неглубоким покоем (*Pinus sylvestris*, *Vitis vinifera* и т. д.) или не имеющих его вообще (*Acer saccharinum*). В связи с этим делаются попытки связать глубину покоя семян и способность их к прорастанию с содержанием АБК (Sondheimer et al., 1968; Петрова, Николаева, 1974). Эти и другие исследователи отметили, что нарушение глубокого покоя семян разных видов, происходящее под влиянием холодной стратификации, сопровождается снижением содержания АБК. Однако они констатировали, что такое же снижение ее наблюдается и в условиях теплой стратификации, не приводящей к нарушению покоя.

Старение. АБК играет существенную роль в процессах старения тканей. Об этом свидетельствуют уже упомянутые факты увеличения содержания ее при созревании плодов. Она накапливается и по мере старения листьев. Так, старые, пожелтевшие листья *Coleus ihenеltianus* содержат АБК в 10—15 раз больше, чем зрелые и особенно молодые листья (Dörffling, 1971). Имеются также данные, что обработка АБК ускоряет старение тканей. На это указывает снижение под действием АБК содержания хлорофилла в дисках листьев ряда растений (Colquhour, Hillman, 1972). Процесс этот сопровождается распадом протеинов и уменьшением содержания нуклеиновых кислот. Правда, нарушение синтеза белка и нуклеиновых кислот может зависеть и от других причин. Следует, однако, отметить, что большинство исследований старения под воздействием АБК выполнено на отрезках листьев. Старение обработанных АБК листьев, не отделенных от растений, происходит значительно медленнее. Это, по-видимому, объясняется тем, что в такие листья поступают цитокинины, препятствующие старению, в частности разрушению хлорофилла. Так, обработка растений фасоли цитокининами сильно замедляла их старение.

Опадение листьев и плодов. Способность АБК вызывать опадение листьев и плодов установлена большим количеством опытов. Наиболее убедительные данные такого рода получены на хлопчатнике *Gossypium hirsitum* (Davis, Addicott, 1972). Однако так же, как и при индукции старения, нанесение АБК на черешки листьев и плодов эксплантантов вызывает более сильный эффект, чем обработка целых растений. Установлено, что АБК ускоряет образование отделительного слоя у черешков листьев эксплантантов яблони, а наличие верхушечной почки уменьшает этот эффект. Существует мнение (Dörffling, 1971), что изменения, приводящие к образованию отделительного слоя при нормальном опадении листьев и плодов и под влиянием обработки АБК, одинаковы. При этом действие АБК частично связывают с повышением активности пектиназ, целлюлаз и протеаз. Считают также, что обработка АБК стимулирует образование этилена, который в свою очередь вызывает опадение. Однако связь между действием АБК и образованием этилена доказана недостаточно.

Об участии АБК в опадении плодов свидетельствует наличие связи между ее содержанием и тенденцией к их опадению. По данным Дэвиса, и Эддикотта (Davis, Addicott, 1972), содержание АБК в опадающих коробочках хлопчатника *Gossypium hirsitum*, как молодых, так и зрелых (возраст 40—50 дней), значительно выше, чем в неопадающих. Обнаружение в пожелтевших листьях большего количества АБК, чем в молодых, дало основание некоторым исследователям высказать предположение о причастности АБК к осеннему сбрасыванию листьев у травянистых и древесных растений. Однако, по данным опытов Осборна с соавторами (Osborne et al., 1972), проведенных на листьях видов *Euonymus* и *Phaseolus*, действие АБК на процессы их старения и опадения не прямое, а связано с «фактором старения», который контролирует образование этилена.

Фотопериодизм. Большой интерес вызывает изучение содержания АБК и ее действия в зависимости от фотопериодических условий. Этот интерес вполне понятен, так как фотопериод является очень важным фактором регуляции роста и развития растений (смена периодов роста и покоя, контроль цветения и т. д.). Наблюдения показывают, что уровень АБК в листьях и апикальных почках клена *Acer pseudoplatanus* и березы *Betula pubescens* увеличивается на коротком дне, т. е. в условиях, индуцирующих у этих видов состояние покоя, а на длинном дне, способствующем процессам роста, он снижается (Wareing, Saunders, 1971). Ряд исследователей наблюдали многократное увеличение содержания АБК (в 5—20 раз) в условиях короткого дня и в листьях других растений (Alleweldt, Düring, 1972, и др.). Правда, Лентон с соавторами (Lenton et al., 1972), использовав метод ГЖХ, не подтвердили наличия связи между содержанием АБК в листьях и длиной дня. Однако они, как и некоторые другие авторы, обнаружили повышение уровня АБК в содержимом проводящих путей ксилемы и флоэмы при уменьшении длины дня. Недавно было высказано предположение, что фотопериодический контроль ростовых реакций не имеет прямой связи с АБК (Loveys et al., 1974).

Цветение. Установлено, что АБК ингибирует зацветание длиннодневных растений (*Lolium temulentum*, *Spinacia oleracea* и др.) при благоприятном для них фотопериоде (Schwabe, 1972). Однако Зееварт (Zeevaart, 1971) нашел, что в листьях *S. oleracea* содержание ингибиторов повышается не при коротком, а благоприятном для цветения длинном дне. На этом основании он отрицает значение АБК как регулятора цветения длиннодневных растений. Реакция растений короткого дня на обработку АБК еще менее очевидна. Имеются сведения, что АБК индуцирует цветение *Pharbitis nil*, *Chenopodium rubrum* и некоторых других видов в условиях длинного дня (De Fossard, 1973). Однако обработка АБК не оказала никакого действия на цветение других короткодневных растений — *Xanthium pennsylvanicum* и *Nicotiana tabacum*. Это дало основание предполагать, что АБК не вызывает специфичной реакции у растений короткого дня, а просто тормозит их вегетативный рост, что и стимулирует цветение.

Дефицит влаги и устьичные движения. У изолированных листьев злаков, дурнишника, табака и других растений АБК вызывает закрывание устьиц, в результате чего происходит снижение транспирации, а в отдельных случаях и подавление фотосинтеза. Этот эффект настолько силен и специфичен, что некоторые авторы предлагают использовать его как биотест. Указанная реакция является, вероятно следствием торможения абсцизовой кислотой синтеза α-амилазы. Снижение обводненности листьев приводит к накоплению АБК и прекращению гидролиза крахмала, вследствие чего падает осмотическое давление и устьица закрываются (Horton, 1971).

Многие исследователи отмечают изменение содержания АБК в листьях растений под влиянием водного или солевого стресса. Обнаружено, что при недостатке воды и завядании изолированных листьев пшеницы, хлопчатника, гороха и некоторых других видов, а также целых растений шпината и табака уровень АБК в них резко возрастает (Hiron, Wright, 1973). По мнению Зееварта (Zeevaart, 1971), это обусловлено не освобождением АБК из связанного состояния, а синтезом ее de novo. Высказано предположение, что АБК, накапливающаяся в листьях, при недостатке влаги или засолении может воздействовать на устьичный аппарат и таким путем контролировать газообмен, а следовательно, регулировать фотосинтез.

АБК вызывает и другие физиологические изменения, значение которых пока не совсем ясно. Так, АБК подавляет синтез хлорофилла, каротиноидов, витамина K_1, а также изопреноидных хиноинов в этиолированных листьях кукурузы и ячменя. Существует предположение (Mercer, Pughe, 1969), что АБК ингибирует фермент, участвующий в синтезе изопреноидных соединений, локализованных в пластидах, и таким образом подавляет развитие пластид в зрелые хлоропласты в этиолированных листьях. Снижение уровня фенолов (хлорогеновой кислоты, скополетина и скополина) и торможение биосинтеза лигнина под действием АБК отмечены в тканях табака. Напротив, никакого действия АБК на биосинтез гиббереллина у *Fusarium moniliforme* не наблюдалось. Известны и некоторые другие изменения, происходящие под влиянием АБК, в частности в ультраструктуре клеток.

Наряду с сообщениями об ингибирующем действии АБК появляется все больше сведений о ее способности стимулировать некоторые процессы. Так, под влиянием низких концентраций АБК наблюдаются усиление синтеза белков и ускорение роста в *Spirodela oligorrhiza* и мезокотилей овса и риса (Staden, Borman, 1969). АБК стимулирует образование побегов на клубнях *Begonia evansiana* и рост корней у черенков *Vitis vinifera*, проростков *Acer tataricum* и некоторых других растений (Николаева и др., 1973). АБК способствует образованию отделительного слоя у черешков листьев эксплантантов. Она повышает холодоустойчивость сеянцев яблони. АБК индуцирует удлинение пыльцевых трубок у *Calotropis proceda*, вытягивание мезокотилей у незрелых семян риса, развитие партенокарпических плодов у шиповника и т. д. Представляет интерес повышение под влиянием АБК активности не только гидролитических, но и других ферментов. По данным Хабера и Санклы (Huber, Sankhla, 1974), обработка АБК вызывала многократное увеличение активности НАД- и НАДФ-малатдегидрогеназы и некоторых ферментов углеводного обмена и фотосинтеза.

Из приведенных данных видно, насколько многосторонним является действие АБК. Как и остальные гормоны, она является не только ингибитором, но и активатором. Однако лишь некоторые особенности действия АБК выяснены достаточно полно. Бо́льшая же часть данных о связи содержания АБК в растениях с ее участием в различных физиологических процессах и даже сам факт этого участия еще недостаточно достоверны.

Возможный механизм действия абсцизовой кислоты

Исследования механизма действия АБК направлены пока в основном на выяснение ее ингибирующего эффекта. Предполагают (Milborrow, 1974), что действие АБК, как и других гормонов растений, может осуществляться на разных уровнях. Большинство авторов склоняются к тому, что регуляция АБК осуществляется на генном уровне. АБК ингибирует включение метки в нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК) и белки, а также подавляет активность ферментов. На многих видах растений установлено, что под действием АБК происходит снижение скорости синтеза различных РНК и ДНК (Shin, Rappoport, 1970; Кораблева и др., 1974). В опытах Стеварта и Смита (Stewart, Smith, 1972) с ряской показано, что АБК подавляет включение меченого фосфора P^{32} во все фракции нуклеиновых кислот и особенно в ДНК. О большом влиянии АБК на синтез нуклеиновых кислот свидетельствует то, что она увеличивает активность РНК-аз и снижает активность РНК-полимераз (Bex, 1972). Считают, что АБК может осуществлять регуляторное действие на уровне транскрипции. Эта точка зрения основана на наблюдаемом в опытах большем подавлении синтеза иРНК по сравнению с другими типами РНК. Обнаружено также, что у зародышей ясеня и пшеницы АБК нарушает связь между иРНК и рибосомами и действует на процессы трансляции (Chen, Osborne, 1970). Во многих работах установлено, что АБК подавляет активность ферментов. Такие наблюдения имеются в отношении амилазы в алейроновом слое ячменя, всех изоэнзимов пероксидазы у проростков чечевицы и ряда других ферментов (Addicott, Lyon, 1969; Fries, 1972). Достаточно убедительно показано, что регуляторное действие АБК на ферменты так или иначе связано с нуклеиновым обменом.

Как следует из сказанного, наряду с генным уровнем действие АБК осуществляется и на других уровнях. В частности, изучение кинетики реакции растений при обработке АБК привело к предположению, что она непосредственно действует на цитоплазматические мембраны, а возможно, и на другие клеточные структуры (Milborrow, 1974). В пользу этой же точки зрения говорят наблюдения, показывающие, что АБК увеличивает проницаемость клеток дисков корня моркови и стеблей пеларгонии для воды. АБК уменьшает поглощение фосфатов и снижает уровень АТФ в клетках водоросли *Scenedesmus*. Особенно сильно она тормозит поглощение ионов, в частности калия. На основании этого высказано предположение, что АБК действует на специфический механизм поглощения ионов, а именно на связанную с мембранами K—Na-стимулируемую АТФ-азу (Reed, Bonner, 1974). Существует мнение, что начальным местом приложения действия АБК в клетке является плазмалемма (Tanada, 1972).

Взаимодействие абсцизовой кислоты с другими гормонами

Большое количество данных показывает, что по своему физиологическому действию АБК в очень многих процессах является антагонистом гиббереллинов (ГК), цитокининов (ЦК) и индолилуксусной кислоты (ИУК). Так, $ГК_3$ нарушает покой почек некоторых древесных растений, вызванный обработкой АБК или фотопериодическими условиями, и снимает тормозящее действие АБК на рост колеоптилей злаков. Однако $ГК_3$ лишь частично усиливала рост физиологически карликовых проростков риса и не устраняла ингибиции роста ряски, зародышей яблони и клена, а также торможения прорастания семян салата, вызванных АБК (Rudnicki et al., 1971). Имеются также сведения, что ГК не способна преодолевать влияние АБК на процессы старения листьев и их опадения. Большой интерес представляют данные о синергизме АБК и ГК в стимулировании роста гипокотиля огурцов, корнеобразования черенков *Calystegia sepium* и фасоли Сакса и других процессах. АБК подавляет синтез α-амилазы в алейроновом слое зерновки ячменя, стимулированный ГК.

Однако эта ингибиция, вызванная АБК, полностью снимается совместным применением ГК и кинетина.

Довольно противоречивы данные о взаимодействии АБК с кининами. Имеются сведения, что АБК подавляет рост, вызванный как ГК, так и кинетином. Ингибиция синтеза всех изоинзимов пероксидазы под действием АБК имела место независимо от присутствия кинетина (Fries, 1972). В некоторых случаях кинетин не снимал тормозящего действия АБК на рост колеоптилей пшеницы и мезокотилей овса. Но, согласно большинству данных, обработка кининами полностью устраняет торможение различных процессов, вызванное АБК, в том числе ингибицию прорастания семян у зародышей разных видов, роста ряски и отрезков колеоптилей овса, ячменя, пшеницы, а также старение листьев некоторых растений (Николаева и др., 1974). Показано также, что обработка кинетином способствует возобновлению синтеза α-амилазы и других ферментов, ингибированных АБК. Вместе с тем установлены факты синергизма АБК и кинетина в стимулировании роста каллуса сои и клубнеобразования у топинамбура (Charnay, Courduroux, 1972), а также в подавлении роста корня у ячменя и прорастания семян салата (Reynolds, Thompson, 1973).

Взаимодействие между АБК и ИУК носит, по-видимому, сложный характер и менее изучено. ИУК не способна нарушить покой почек, вызванный действием АБК. АБК и ИУК не обнаруживают конкурентного действия на рост мезокотилей овса. Однако АБК подавляет рост колеоптилей овса, стимулированный обработкой ИУК. Вместе с тем, ИУК восстанавливала рост колеоптилей пшеницы, заторможенный АБК (Tanada, 1972). По некоторым данным (Schoor et al., 1971), в своем действии на рост отрезков корней и мезокотилей овса АБК в низких и высоких концентрациях выступает как антагонист ИУК, а в промежуточных концентрациях — как ее синергист. Имеются также данные об иных взаимоотношениях АБК и ИУК (Николаева и др., 1974). Взаимоотношения между АБК и этиленом изучены мало.

Из нашего обзора видно, что абсцизовая кислота широко распространена в мире растений. Она может синтезироваться в растениях, передвигаться в них в разных направлениях и участвовать в метаболизме, претерпевая при этом ряд превращений и вступая во взаимодействие с другими гормонами. Концентрации, в которых осуществляется действие АБК, такого же порядка, как и активные концентрации других фитогормонов. В ряде случаев удалось установить, что содержание АБК влияет на физиологическое состояние растений. Роль ее в жизни растений весьма многообразна: она ингибирует их рост и прорастание семян, индуцирует покой почек и луковиц, а также принимает участие в процессах, обусловливающих опадение листьев и плодов, старение растений и т. д. Наряду с этим в низких концентрациях она вызывает стимуляцию роста и некоторых других физиологических процессов.

Имеющиеся данные еще недостаточны, чтобы составить полное представление о роли АБК в растениях. Однако то, что уже известно, позволяет утверждать, что она не является специфическим ингибитором. АБК обладает всеми характерными свойствами растительного гормона и характеризуется разносторонним физиологическим действием.

ЛИТЕРАТУРА

Ильин Г. С., В. И. Кефели, Р. Х. Турецкая, Л. В. Яковлева, Г. В. Власов, Н. Г. Рожкова. (1973). Фактор самоингибирования у семян табака. ДАН СССР, 210, 4. — Кефели В. И. (1974). Природные ингибиторы роста и фитогормоны. — Кефели В. И., Р. Х. Турецкая, Т. Н. Пустовойтова, С. А. Саидова. (1969). Действие абсцизовой и паракумаровой кислот на прорастание семян. ДАН СССР, 186, 6. — Кораблева Н. П., Э. П. Ладыженская, К. А. Караваева, Л. В. Метлицкий. (1974). Динамика абсцизовой кислоты в клубнях картофеля и ее действие на синтез РНК и белка в меристематических тканях. ДАН СССР, 218, 4. — Коф Э. М., П. В. Власов, Я. Ласовский, Г. С. Ильин. (1973). Обнаружение абсцизовой кислоты в тканях покоящихся растений. ДАН СССР, 212, 4. — Кочанков В. Г. (1971). Влияние длины дня на уровень активности абсцизиноподобного ингибитора в растениях рудбекии. ДАН СССР, 198, 4. — Кочанков В. Г., М. Х. Чайлахян. (1968). Влияние ретарданта ССС, морфактина и абсцизина на эндогенный и индуцированный рост проростков гороха. ДАН СССР, 183, 6. — Лившиц Н. Д., Ч. Ш. Кадыров, В. И. Кефели. (1970). Синтез и биологическая активность RS-абсцизовой кислоты и ее аналогов. Химия природн. соед., 6. — Маштаков С. М., А. П. Волынец, В. Н. Корнелюк. (1971). Совместное действие некоторых флавоноидов и абсцизовой кислоты на отдельные формы роста. Физиол. раст., 18, 4. — Меняйло Л. Н., Г. Г. Шульгина. (1973). Влияние фотопериода на рост и регуляторы роста сосны обыкновенной. Тез. докл. III Всес. совещ. по управляемому биосинтезу и биофизике популяции, Красноярск, 1973. — Николаева М. Г. (1974). Роль фитогормонов в процессах созревания и прорастания семян. В кн.: Рост и гормональная регуляция жизнедеятельности растений. Иркутск. — Николаева М. Г., В. Н. Петрова, Т. В. Далецкая. (1973). Действие абсцизовой кислоты отдельно и совместно с другими гормонами на рост зародышей и прорастание семян клена татарского. Физиол. раст., 20, 6. — Николаева М. Г., Е. Н. Полякова, Т. В. Далецкая, В. Н. Петрова, Н. С. Воробьева. (1974). Влияние β-индолилуксусной кислоты на прорастание семян и рост зародышей и ее взаимодействие с другими гормонами. Физиол. раст., 21, 5. — Николаева М. Г., Е. Н. Полякова, А. И. Ляшук, С. Ф. Ляшук, Н. С. Воробьева. (1972). Физиологически активные вещества клена татарского в процессе формирования семян и вступления их в состояние покоя. В кн.: Иммунитет и покой растений. М. — Николаева М. Г., В. А. Царькова, Е. Н. Полякова. (1968). О новом растительном гормоне — дормине в покоящихся семенах. Бот. ж., 53, 7. — Овчаров К. Е., Д. Агакишиев, Д. Сиников. (1973). Ингибиторы разновозрастных семян тонковолокнистого хлопчатника. Физиол. раст., 20, 2. — Острейко С. А. (1969). Об ингибиторах роста у плодовых растений. Докл. ВАСХНИЛ, 3. — Пасешниченко В. А., А. Р. Гусева. (1970). Абсцизиновая кислота — гормон покоя и регуляции роста растений. Усп. совр. биол., 70, 2. — Петрова В. Н. (1974). Изучение роли абсцизовой кислоты в покое семян клена татарского. Автореф. дисс. Л. — Петрова В. Н., М. Г. Николаева. (1974). Изучение роли нативной абсцизовой кислоты в покое семян клена татарского. Физиол. раст., 21, 2. — Поздова Л. М. (1972). Обнаружение растительного гормона абсцизина в покоящихся почках *Ribes nigrum* L. Бот. ж., 57, 2. — Пустовойтова Т. Н. (1972). Влияние завядания и почвенной засухи на эндогенные регуляторы роста растений мезофитов. Физиол. раст., 19, 2. — Сургучева М. П. (1972). Содержание абсцизовой кислоты и гиббереллиноподобных соединений в плодах и листьях яблони в связи с их ростом и опаданием. В кн.: Применение физиологически активных веществ в садоводстве. М. — Турецкая Р. Х., В. И. Кефели, С. А. Сапдова. (1969). Действие природных и синтетических ингибиторов на разные формы роста. Физиол. раст., 16, 5. — Царькова В. А. (1970). О природе глубокого покоя семян у плодовых растений. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 75. — Addicott F. T., J. L. Lyon. (1969). Physiology of abscisic acid and related substances. Ann. Rev. Plant Physiol., 20. — Addicott F. T., J. L. Lyon, K. Ohkuma, W. E. Thiessen, H. R. Carns, O. E. Smith et al. (1968). Abscisic acid: a new name for abscisin II (Dormin). Science, 159, 3822. — Alleweldt G., H. Düring. (1972). Einfluss der Photoperiode auf wachstum und Abscisin Saüregehalt der Rebe. Vitis, 11, 4. — Bex J. H. M. (1972). Effects of abscisic acid on the soluble RNA polymerase activity in maize coleoptiles. Planta, 103, 1. — Bulard C., D. Fries, Th. Gaspar, R. Verbeek. (1972). Acide abscissique: structure, synthèses et métabolisme. Acad. Roy. Belgique. Mémoires Collection in 8°—2e sér. T. XL. —Fasc. 6. — Charnay D., J. C. Courduroux. (1972). Acide abscissique et tuberisation in vitro de bourgeons de topinambour (*Helianthus tuberosus* L. var. D 19). Compt. rend Acad. sci., D 275, 21. — Chen D., D. Osborne. (1970). Hormones in the translational control of early germination in wheat embryos. Nature (Gr. Brit.), 226, 5251. — Colquhoun A. J., J. R. Hillman. (1972). The effects of abscisic acid on senescence in leaf discs of radish (*Raphanus sativus*). Planta, 105, 3. — Cornforth J. W., B. V. Milborrow, Y. Ryback. (1966). Identification and estimation of (+) abscisin II (Dormin) in plant extracts by spectropolarimetry. Nature, 210, 5036. — Davis L. A., F. T. Addicott. (1972). Abscisic acid: correlations with abscission and with development in the cotton fruit. Plant Physiol., 49. — De Fossard R. A. (1973). The effects of CCC, ethrel, abscisic acid, abscisic aldehyde and abscisic hydrocarbon on the development and flowering of *Chenopodium rubrum* L. Bot. Gaz., 134, 2. — Dörffling K. (1971). Das Phytohormon — Abscisinsaüre. Biol. Rundschau, 9, 3. — Firn R. D., R. S. Burden, H. F. Taylor. (1972). The detection and estimation of the growth inhibitor xanthoxin on plants. Planta, 102, 2. — Fries D. (1972). Actions de l'acide abscissique et de la kinetine sur la croissance l'activité peroxydasique et le spectre des isoperoxydases de *Lens culinaris* Med. Ann. Physiol. Véget. Univ., 27, 5. — Gaskin P., J. MacMillan, J. A. D. Zeevaart. (1973). Identification of gibberellin A_{20}, abscisic acid and phaseic acid from flowering *Bryophyllum daigremontianum* by combined gas chromatography-mass spectrometry. Planta, 111, 4. — Hiron R. W. P.,

S. T. C. Wright. (1973). The role of endogenous abscisic acid in the response of plants to stress. J. Exper. Bot., 24, 81. — Hocking T. J., J. R. Hillman, M. B. Wilkins. (1972). Movement of abscisic acid in *Phaseolus vulgaris* plants. Nature, 235, 56. — Horton R. F. (1971). Stomatal opening: the role of abscisic acid. Canad. J. Bot., 49, 4. — Huber W., N. Sankhla. (1974). Untersuchungen über den Einfluss von Abscisin- und Gibberellin-Säurebehandlung auf die Aktivitäten einiger Enzyme des Kohlenhydratstoffwechsels in Blättern von *Pennisetum typhoides* Keimlingen. Planta, 116, 1. — Lenton J. R., V. M. Perry, P. F. Saunders. (1971). The identification and quantitative analysis of abscisic acid in plant extracts by gas-liquid chromatography. Planta, 96, 4. — Lenton J. R., V. M. Perry, P. F. Saunders. (1972). Endogenous abscisic acid in relation to photoperiodically induced bud dormancy. Planta, 106, 1. — Loveys B. R., A. C. Leopold, P. E. Kriedemann. (1974). Abscisic acid metabolism and stomatal physiology in *Betula lutea* following alteration in photoperiod. Ann. Bot., 8, 154. — Mercer E. I., J. B. Pughe. (1969). The effects of abscisic acid on the biosynthesis of isoprenoid compounds in maize. Phytochemistry, 8, 1. — Milborrow B. V. (1967). The identification of (+)-abscisin II ((+)-dormin) in plants and measurement of its concentration. Planta, 76, 2. — Milborrow B. V. (1969). The occurrence and function of abscisic acid in plants. Sci. Progr., 57, 228. — Milborrow B. V. (1970). The metabolism of abscisic acid. J. Exper. Bot., 21, 66. — Milborrow B. V. (1974). The chemistry and physiology of abscisic acid. Ann. Rev. Plant Physiol., 25. — Milborrow B. V., D. R. Robinson. (1973). Factors affecting the biosynthesis of abscisic acid. J. Exper. Bot., 24, 80. — Osborne D. J., M. B. Jackson, B. V. Milborrow. (1972). Physiological properties of abscission accelerator from senescent leaves. Nature, 240, 22. — Perry Th. O., H. Hellmers. (1973). Effects of abscisic acid on growth and dormancy of two races of red maple. Bot. Gaz., 134, 4. — Pieniazek J., R. Rudnicki. (1969). The inhibitory effect of endogenous abscisic acid (ABA) on after-ripening of apple seeds in the fruit. Bull. Acad. Polon. Sci., 17. — Pieniazek J., R. Rudnicki. (1971). The role of abscisic acid in dormancy of apple buds. Bull. Acad. Polon. Sci., 19. — Railton I. D., D. M. Reid, P. Gaskin, J. MacMillan. (1974). Characterization of abscisic acid in chloroplasts of *Pisum sativum* L. cv. Alaska by combined gas-chromatography-mass spectrometry. Planta, 117, 2. — Reed N. R., B. A. Bonner. (1974). The effect of abscisic acid on the uptake of potassium and chloride into Avena coleoptile sections. Planta, 116, 2. — Reynolds T., P. A. Thompson. (1973). Effect of kinetin, gibberellins and (±) abscisic acid on the germination of lettuce (*Lactuca sativa* L.). Physiol. Plantarum, 28. — Rudnicki R., W. Kaminski, J. Pieniazek. (1971). The interaction of abscisic acid with growth stimulators in germination of partially after-ripening apple seeds. Biol. Plantarum, 13 (2). — Schoor G., R. Boyer, D. Fries. (1971). Actions et interaction de l'acide β-indolylacetique et de l'acide abscissique sur le test mesocotyle d'Avena. Ann. Végetable. Univ. Bruxlles, 16, 1. — Schwabe W. W. (1972). Flower inhibition in *Kalanchoe blossfeldiana*. Biossay of an endogenous long-day inhibitor and inhibition by (±)-abscisic acid and xanthoxin. Planta, 103, 1. — Shin C. V., Z. Rappoport. (1970). Regulation of potato *Solanum tuberosum* L. VII. Effect of abscisic and gibberellic acids on nucleic acid synthesis in excised bud. Plant Physiol., 45, 1. — Shukla S. N., M. N. Tewari. (1973). Abscisic acid induced elongation of pollen tube in *Calotropis procera*. Ind. J. Exper. Biol., 11, 3. — Sondheimer E., D. S. Tzou, E. C. Galson. (1968). Abscisic acid levels and seed dormancy. Plant. Physiol., 43, 9. — Staden van J., C. Borman. (1969). Inhibition and promotion by abscisic acid on growth in *Spirodela*. Planta, 85, 2. — Stewart G. R., H. Smith. (1972). Effects of abscisic acid on nucleic acid synthesis and the induction of nitrate reductase in *Lemna polyrrhiza*. J. Exper. Bot., 23, 77. — Tanada T. (1972). Antogonism between indoleacetic acid and abscisic acid. Nature, 236, 5348. — Thomas O. P., O. R. Burne. (1969). Turion induction in *Spirodela polyrrhiza* by abscisic acid. Plant Physiol., 44, 5. — Wareing R. F. (1969). Germination and dormancy. In: Physiology of plant growth and development. New York. — Wareing P. F., C. Ryback. (1970). Abscisic acid: a newly discovered growth-regulating substance in plants. Endeavour, 29, 107. — Wareing P. F., P. F. Saunders. (1971). Hormones and dormancy. Ann. Rev. Plant. Physiol., 22. — Zeevaart Jan A. D. (1971). (+)-Abscisic acid content of spinach in relation to photoperiod and water strees. Plant. Physiol., 48, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 XII 1975.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581. 524. 4 (438)

Szata roslinna Polski. Opracowanie zbiorowe pod redakcją W. Szafera i K. Zarzyckiego. Tom 1, 2. Warszawa, Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 1972. (**Растительный покров Польши.** Под общей редакцией В. Шафера и К. Зажицкого. 1972)

P. L. GORCHAKOVSKY. (A REVIEW.) SZATA ROSLINNA POLSKI. 1972

Рецензируемая монография — второе, значительно дополненное и переработанное издание вышедшего в 1959 г. под редакцией В. Шафера одноименного коллективного труда.[1] (Первый том этой книги «The Vegetation of Poland» в переводе на английский язык был опубликован в 1966 г. издательством «Pergamon Press»). Авторы значительно дополнили работу новыми данными, накопившимися за период, прошедший между подготовкой первого и второго изданий, внесли в текст ряд существенных усовершенствований. Одна из глав («Кариология польской флоры»), отсутствовавшая в первом издании, написана заново. Общий объем работы по сравнению с первым изданием увеличился на 20% — до 964 страниц (первый том — 616 стр., второй — 348 стр.), количество иллюстраций — до 499 (в первом издании их было 398), библиография — до 70 страниц (в первом издании 36 стр.). Шафер, скончавшийся в ноябре 1970 г., не увидел второго издания своей книги. Однако он вместе со своим учеником и сотрудником К. Зажицким успел завершить подготовку монографии к переизданию.

Структура монографии и распределение труда между авторами таковы.

1. Исторический фон и пути развития географии растений в Польше (В. Шафер).
2. Естественные условия, влияющие на распределение растительности в Польше (А. Медвецкая-Корнась).
3. Влияние человека и его деятельности на растительный покров Польши — синантропная флора (Я. Корнась).
4. Статистическая характеристика и элементы польской флоры (С. Павловская).
5. Кариология польской флоры (Е. Поган).
6. Обзор наземных и пресноводных растительных группировок (А. Медвецкая-Корнась, Я. Корнась, Б. Павловский, К. Зажицкий).
7. Растительность польской Балтики (А. Медвецкая-Корнась, Я. Корнась).
8. Растительность Польши в четвертичном периоде (А. Сьродонь).
9. Роль возделываемых растений в историческом развитии польской материальной культуры (А. Козловская).
10. Основы геоботанического подразделения Польши (В. Шафер).
11. Растительный покров равнинной Польши (В. Шафер).
12. Растительный покров польских гор (Б. Павловский).

В работе дан синтез накопленных данных по географии растений и геоботанике Польской Народной Республики. Согласно новейшим данным, флора страны содержит около 2300 видов сосудистых растений (принадлежащих к 780 родам и 124 семействам), а также около 600 видов мхов, 250 видов печеночников и 1200 видов лишайников. 450 видов сосудистых растений изучены кариологически. По типам ареалов флора сосудистых растений подразделяется на следующие основные географические элементы: а) голарктический, или евросибирско-североамериканский (с подэлементами: циркумполярным, евросибирским, арктическим, аркто-альпийским, алтайско-альпийским, среднеевропейским, атлантическим, амфиатлантическим, понтийским) и б) средиземноморский. Кроме того, выделяются генетические, исторические, миграционные и экологические элементы флоры.

Растительный покров Польши в монографии рассматривается на основе широкой ботанико-географической концепции В. Шафера — в исторической перспективе, на фоне меняющихся условий среды, с учетом антропогенных воздействий.

Территорию Польши по характеру растительного покрова Шафер расчленяет на три провинции: 1) равнинно-холмистую, среднеевропейскую; 2) понтийско-паннонскую, включающую небольшой лесостепной район в юго-восточной части страны, и 3) горную, среднеевропейскую (Западные и Восточные Карпаты, Судеты). В пределах провинций выделяются подпровинции, отделы, подотделы, края и округа. Следует заметить, что иерархическая система ботанико-географического расчленения Польши на уровне единиц первого ранга нуждается в некотором усовершенствовании, с тем чтобы устранить ненужный параллелизм в наименованиях некоторых провинций (две среднеевропейские провинции!).

---

[1] См. рецензию С. С. Харкевича на первое издание монографии, опубликованную в «Ботаническом журнале» (1960, 45, 5; 774—777).

Владыслав Шафер вместе с Богумилом Павловским были в числе инициаторов применения и пропагандистов методики Браун-Бланке в Польше. Растительный покров здесь изучался на основе этой методики, получившей в трудах польских ботаников дальнейшее развитие и подвергшейся некоторым усовершенствованиям. Классификация растительного покрова Польши, изложенная в монографии, отражает подходы, характерные для школы Браун-Бланке.

Обзор важнейших растительных сообществ Польши дан в следующем порядке: дюнные (приморские и внутриматериковые), галофитные, водные и прибрежно-мелководные, торфяниковые, луговые и пустошные, степные и ксеротермно-травяные (на скалах), высокогорные, лесные и кустарниковые, синантропные, криптогамные.

Книга прекрасно иллюстрирована различными картами (в том числе картами ареалов), схемами, фотографиями и рисунками растений. Обращает на себя внимание новая карта размещения национальных парков и резерватов; на ней охраняемые территории нанесены на фоне ботанико-географических подразделений.

Для советских ботаников рецензируемая книга представляет двоякую ценность: во-первых, как капитальная сводка всех основных данных о растительном покрове территории, непосредственно граничащей с нашей страной, имеющей с ней тесные флористические связи и много общих ботанико-географических черт, и, во-вторых, как образец подходов восточноевропейских ботаников к решению проблем классификации растительности. Желательно издание этой капитальной сводки в переводе на русский язык.

П. Л. Горчаковский.

Институт экологии
растений и животных
Уральского научного центра
АН СССР,
г. Свердловск.

Получено 14 II 1976.

УДК 019.941 : 002.01 [581.9+581.524.4] (517)

Б. Дашням. Дорнод монголын ургамалын аймаг, ургамалшил (Флора и растительность Восточной Монголии) 11 табл., 8 рис. Изд. АН МНР, Улан-Батор, 1974 : 1—148

N. MANIBAZAR, B. M. MIRKIN. *B. DASHNYAM.*
FLORA AND VEGETATION OF EASTERN MONGOLIA. 1974

Б. Дашням является одним из наиболее авторитетных ботаников Монгольской Народной Республики, которые сформировались в 50—60-х годах под непосредственным влиянием крупного знатока растительности этого региона А. А. Юнатова. Рецензируемая книга представляет собой краткое изложение результатов изучения восточной части МНР, которую автор, как показано ниже, трактует достаточно широко (Восточный, Центральный, Сухе-Баторский, Селенгинский и Средне-Гобийский аймаки). Дашням работал в районе исследования долгие годы и, как известно рецензентам, собрал большой фактический материал (тысячи листов гербария), сделал несколько тысяч геоботанических описаний и заложил десятки различных профилей и т. д. Однако, как ни странно, во «Введении» автор не приводит никаких данных об объеме положенного в основу монографии материала.

Первая глава посвящена характеристике природных условий района исследования и содержит достаточно полные сведения о климате, геологии, геоморфологии почвах.

Во второй главе обсуждается изученность флоры и растительности Восточной Монголии и рассматривается вклад в исследование региона Д. Г. Мессершмидта, Г. Радде, Г. Н. Потанина, И. В. Палибина, В. А. Казакевича, Н. П. Иконникова-Галицкого, Е. Г. Победимовой, А. А. Юнатова, В. И. Грубова и других ботаников. В конце обзора дана периодизация истории изучения района, которая подразделена на 4 этапа: 1700—1921, 1921—1950, 1950—1970 гг. и последний этап, который начался с 1970 г. Начало его связано с организацией Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции, что содействовало публикации настоящей книги.

Третья глава посвящена флоре степей Восточной Монголии. Она представляется рецензентам наиболее ценной частью книги, во многом определяющей ее общую положительную оценку. Автор приводит список из 1103 видов с указанием их приуроченности к четырем районам Восточной Монголии (Монгол-Даурия, Хинган, Средняя

Халха, Восточная Монголия), а также коэффициенты сходства (по Жаккару) между флорами этих четырех частей Восточной Монголии и остальными 12 районами страны, выделенными А. А. Юнатовым и В. И. Грубовым (1952).[1] Для каждого из четырех районов приведен список десяти наиболее хорошо представленных семейств. Говоря о своеобразии флоры региона, Дашням подчеркивает ее богатство, связанное с положением его на стыке трех флор.

В этой же главе предлагается ряд корректив к системе ботанико-географического деления Монголии Юнатова и Грубова. Новым является сама трактовка Восточной Монголии (во многом совпадающая с пониманием этой территории В. А. Обручевым, 1947) от Онгийн-Гола до Халхин-Гола — по западной границе распространения маньчжурских и дауро-монгольских элементов (в первую очередь *Filifolium sibiricum*). Эта трактовка имеет несомненные достоинства, так как обширная и преимущественно равнинная степная территория постепенно меняется с востока на запад, сохраняя на всем протяжении и черты несомненного сходства.

Границу степной и пустынной зоны (и соответственно — северную границу Центральной Азии) Дашням проводит между опустыненными степями и остепненными пустынями, причем вносит новое в трактовку понятия «остепненная пустыня», в известной мере противопоставляя ее «пустынной степи» Юнатова (1974). Большинство пустынных степей в понимании Юнатова, который выделял этот подтип растительности на основе доминирования ковыльков *Stipa glareosa*, *S. gobica*, а также *Ajania achilleoides* и некоторых других видов, Дашням считает травяными остепненными пустынями. К опустыненным степям он относит лишь сообщества, для которых характерно сочетание этих ковыльков и их спутников с видами типичных сухих степей — *Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarrosa* и др. Соответственно этому северная граница пустынной зоны и Центральной Азии проводится по южной границе распространения ковыля *Stipa krylovii*. Подобная постановка вопроса, на наш взгляд, представляет несомненный интерес, так как флора пустынных степей в понимании Юнатова, несомненно, ближе к пустынной, чем к степной. Дашням изменяет также некоторые границы между четырьмя уже упомянутыми районами, однако обсуждение этого вопроса выходит за рамки краткой рецензии.

К недостаткам этой интересной главы следует отнести ее неудачное название. В книге речь идет не о флоре степей, а о флоре степных территорий, которые включают также и леса, и луга, и болота, и прибрежно-водную растительность, и растительность солончаков. Понятно, что в приведенном списке к собственно степной флоре вряд ли можно отнести хотя бы половину указанных видов растений.

В четвертой главе описаны основные формации степной растительности Восточной Монголии. К сожалению, эта глава вряд ли может быть оценена как удачная. Сводя все разнообразие степей региона к пяти формациям, автор трактует формации нечетко, в ряде случаев оперирует значительно большим числом единиц этого ранга. Несмотря на заголовок, предполагающий рассмотрение лишь степной растительности, Дашням касается характеристики прочих типов растительности, сопутствующих доминирующим в регионе степям. Так, если в оглавлении книги указаны только 5 степных формаций (тырсовая, вострецовая, типчаковая, нителистниковая, разнотравная), то в тексте отдельным подзаголовком выделен небольшой раздел о тонконоговой формации, а на рис. 1, где приведена схема эколого-топографических рядов по осям увлажнения, солонцеватости, щебнистости и опесчаненности, фигурируют еще 6 формаций (болотистые луга, остепненные вострецовые луга, мятликовые, абрикосово-злаковые, холоднополынно-змеевковые степи, растительность солончаковатых котловин).

Внутриформационная классификация включает классы и группы ассоциаций: их список для большинства формаций (кроме разнотравной и типчаковой) приведен в книге. Ассоциации, видимо, столь многочисленны, что автор не привел их.

Классы ассоциаций выделяются по биоморфологическому принципу — господству злаков, разнотравья, кустарников, осок. Экологические различия при этом игнорируются, и в одном классе ассоциаций осоково-тырсовых степей оказываются далекие по экологии группы ассоциаций, такие как твердоватоосочково-тырсовая и стоповидноосоково-тырсовая. Столь различные по экологии осоки, как *Carex pediformis* и *C. duriuscula* (первый вид — элемент горных луговых степей, второй — типичное растение сухих степей), включены в один класс ассоциаций.

Чтобы показать объем групп ассоциаций, которые Дашням использовал в качестве основной единицы, приведем их список для формации тырсы (ковыли секции *Capillatae* — *Stipa baicalensis* и *S. krylovii*).

Отметим, что уже само выделение формации тырсы вызывает возражение, так как два упомянутых вида имеют четкие экологические различия. Первый вид — луговостепной, а второй — сухостепной. Это делает формацию экологически аморфной.

Класс ассоциаций I. Злаково-тырсовые степи

Группы ассоциаций: 1) змеевково-тырсовая, 2) типчаково-тырсовая, 3) житняково-тырсовая, 4) мятликово-тырсовая, 5) кострово-тырсовая, 6) вострецово-тырсовая, 7) тонконогово-тырсовая.

Класс ассоциаций II. Осоково-тырсовые степи

Группы ассоциаций: 1) твердоватоосочково-разнотравно-тырсовая, 2) стоповидноосоково-тырсовая.

---

[1] Работы, цитируемые Б. Дашнямом, авторы рецензии не включили в список литературы.

Класс ассоциаций III. Разнотравно-тырсовые степи

Группы ассоциаций: 1) разнотравно-тырсовая, 2) нителистниково-тырсовая, 3) лапчатково-тырсовая (с *Potentilla acaulis*), 4) виково-тырсовая, 5) лилейно-тырсовая (с *Hemerocallis minor*).

Класс ассоциаций IV. Полукустарничково-тырсовые степи

Группы ассоциаций: 1) холоднополынно-тырсовая, 2) полынно-тырсовая (с *Artemisia scoparia*, *A. commutata*, *A. adamsii* и др.), 3) прутняково-тырсовая.

Класс ассоциаций V. Кустарниково-тырсовые степи

Группы ассоциаций: 1) караганово-тырсовые (с *Caragana microphylla*). 2) миндально-тырсовая, 3) абрикосово-тырсовая.

Группы ассоциаций характеризуются весьма кратко, без каких-либо специальных таблиц, и потому сравнить их друг с другом трудно; однако даже на основании приведенного списка единиц одной формации можно увидеть элементы формализма. Если отдельные единицы экологичны (типчаково-тырсовая, мятликово-тырсовая, миндально-тырсовая, караганово-тырсовая, виково-тырсовая), то остальные являются лишь случайными комбинациями доминантов, которых можно насчитать несколько сотен. Понятно, что в сообществе могут доминировать не только *Stipa krylovii* и *Agropyron cristatum*, но доминантов может быть три или четыре: *Cleistogenes squarrosa*, *Artemisia frigida*, *Koeleria gracilis* и др. Как быть в таком случае, к какой ассоциации отнести подобное сообщество? Наконец, если автор так дробит группы ассоциаций, то на основании каких критериев будут выделяться ассоциации?

Глава оставляет в целом неблагоприятное впечатление. Учитывая, что автор книги располагает огромным материалом и является большим знатоком флоры и растительности этой территории, мы вправе ожидать повторной и несравненно более тщательной обработки собранных материалов. Желательна публикация новой книги, где характеристика каждой ассоциации будет подкреплена соответствующей таблицей, что позволит лучше оценить классификационный подход автора и сравнить выделенные им единицы друг с другом и со сходными ассоциациями, которые описали другие исследователи.

Заключает книгу глава об использовании растительного покрова Восточной Монголии, которая содержит много полезного для практики. В первом разделе «Питательность кормовых растений» приводятся результаты биохимических анализов восьми доминантов сухих степей (*Stipa krylovii*, *Koeleria gracilis*, *Leymus chinensis*, *Filifolium sibiricum*, *Allium anisopodium*, *Caragana stenophylla*, *C. microphylla*, *Carex duriuscula*).

Второй раздел «Типы сенокосов и пастбищ» содержит сведения о площадях, которые в разных аймаках приходятся на 19 типов пастбищ. В третьем разделе приведена динамика урожайности восьми сообществ, которые автор изучал в стационарных условиях в 1957—1958 гг. (2 года, естественно, срок недостаточный).

Заканчивая рецензию, остается выразить удовлетворение выходом новой книги, которая, несмотря на отмеченные недостатки, содержит много полезных сведений и интересных мыслей.

ЛИТЕРАТУРА

Юнатов А. А. (1974). Пустынные степи Северной Гоби в Монгольской Народной Республике.

Н. Манибазар и *Б. М. Миркин.*

Совместная Советско-Монгольская
комплексная биологическая экспедиция
АН СССР и АН МНР,
Улан-Батор и Уфа.

Получено 18 IX 1975.

УДК 019.941 : 002.01 : 581. 524.4 (517)

Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики, тт. 4 и 5 (А. А. Юнатов. Пустынные степи Северной Гоби в Монгольской Народной Республике. 1974. «Наука»: 1—131. Структура и динамика степных и пустынных экситем МНР. Ред. Е. М. Лавренко. 1974, «Наука» : 1—178)

B. M. MIRKIN. (A REVIEW). BIOLOGICAL RESOURCES
AND NATURAL CONDITIONS OF MONGOLIA., VOL. 4 AND 5.
(*A. A. YUNATOV*. DESERT STEPPES IN NORTHERN GOBI IN MONGOLIA)'
(1974. STRUCTURAL AND DINAMIC OF STEPPES AND DESERTS ECOSISTEMS OF MPR. 1974).

В 1974 г. коллектив совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР выпустил в свет два тома «Трудов». Почти одновременный выпуск этих книг во многом символичен, так как первая из них является посмертной публикацией ранее выполненной работы выдающегося исследователя растительности Монголии Александра Афанасьевича Юнатова, а вторая — результатом развития его идей в ходе современных стационарных исследований.

Приступая к рассмотрению работы А. А. Юнатова, нельзя не отметить того большого вклада, который внесла в монографию редактор З. В. Карамышева. Она снабдила книгу содержательным предисловием, дала упомянутым в книге видам современные названия и прокомментировала текст большим числом подстрочных примечаний, которые осовременили выполненный около тридцати лет назад труд Юнатова.

Монография посвящена обоснованию одной основной идеи, которая красной нитью проходит через все ее содержание. Если в СССР в зоне перехода степей в пустыню контактная зона, называемая опустыненными степями, малоспецифична во флористическом и морфологическом отношениях и ее растительность является смесью видов степей и пустынь, то, по Юнатову, в условиях Монголии вследствие сурового климата зона перехода от степей к пустыням становится самобытным ботанико-географическим явлением, которое качественно отличается от контактирующих с ней с севера сухих степей и от расположенных к югу остепненных пустынь. Оценивая в целом концепцию Юнатова, нельзя не увидеть в ней элемента «пустынно-степного центризма».

Если переход от сухих степей к пустынным, действительно, очень контрастный как в отношении флоры, так и в отношении морфологии сообществ, то различение пустынных степей (в том широком понимании, как их трактует Юнатов) и остепненных пустынь крайне затруднительно; между саксауловыми, баглуровыми или борбудургановыми остепненными пустынями и саксаулово-ковыльковыми, баглурово-ковыльковыми, борбудурганово-ковыльковыми пустынными степями граница не качественная, а скорее количественная. Положенные в основу выделения полосы пустынных степей ковыльки из секции *Barbatae*, а также виды, подобные *Cleistogenes songorica* или *Allium polyrrhizum*, постоянно (правда, с невысоким обилием) встречаются и в остепненных пустынях и потому флористически ближе к остепненным пустыням, чем к сухим степям. Этот весьма сложный вопрос ботанической географии, надо полагать, заинтересует ботанико-географов, которые занимаются районированием степной и пустынной растительности Монголии и смогут уточнить границу пустынных степей и остепненных пустынь.

После краткого «Введения» следует характеристика основных эдификаторов пустынных степей (правильнее — доминанты, так как понятие эдификатор весьма узкое). Включение в список эдификаторов таких видов, как *Anabasis brevifolia*, *Salsola passerina*, *Haloxylon ammodendron*, *Brachanthemum gobicum*, *Zygophyllum xanthoxylon*, *Potaninia mongolica*, *Sympegma regelii*, еще более убеждает нас в близости флористического состава многих сообществ пустынных степей и остепненных пустынь.

При рассмотрении биоэкологического состава флоры Юнатов перечисляет основные виды деревьев, кустарников, кустарничков, полукустарников, полукустарничков, многолетних и однолетних трав.

Раздел «Зональная характеристика гобийских пустынных степей» открывается постулированием избранных Юнатовым принципов классификации. Подчеркивается необходимость классифицировать степи по признакам самой растительности и в первую очередь по эдификаторам, которые, несмотря на крайнюю редкость сообществ пустынной степи, определяют не только внешние физиономические признаки фитоценоза, но и в значительной степени его внутреннюю сущность, весь строй и основные направления развития. Являясь учеником Л. Г. Раменского, Юнатов вместе с тем возражает против одностороннего, формального следования концепции классифицирования по доминантам путем механической регистрации любого сочетания обильных видов и предлагает опираться на весь флористический состав сообществ, на его связь со средой и, наконец, на те сукцессионные изменения, которые вызваны воздействием человека на растительность.

Оценивая классификацию Юнатова в целом, нельзя не признать того, что если у концепции классифицирования по доминантам есть свои положительные стороны, то они сконцентрировались в работе о пустынных степях Северной Гоби. Успех классификации определен следующими особенностями пустынно-степной растительности:

1. Доминанты сравнительно малочисленны и устойчивы во времени (вспышки малолетников Юнатов во внимание не принимает и на этом основании единиц не выделяет).

2. Индивидуалистическая гипотеза в условиях аридных территорий имеет не меньше оснований для утверждения, чем в тропических лесах или лугах, считающихся наиболее непрерывными совокупностями растительности. Флора пустынь и близких к ним пустынных степей бедная, виды сильно специализированы и их экологические ниши (в особенности центры распределений видов по градиентам среды) различаются несравненно более существенно, чем у доминантов лугов или тропических лесов, способных ассоциироваться в корреляционные плеяды.

3. Градиент ведущего фактора среды — увлажнения — в условиях изученной полосы укорочен, и поэтому при единичном обилии амплитуды видов перекрываются. Дифференцированность ниш, а значит и экологическая информативность более четко проявляются именно при доминировании видов.

Весьма характерно, что Юнатов, опасаясь излишней дробности своей системы, не выделяет ассоциаций, а ведет описание по формациям, которые чаще установлены по двум доминантам и фактически могут рассматриваться как ассоциации в том укрупненном объеме, который выкристаллизовывается в современной отечественной геоботанике.

Рассматривая зонально-замещающие типы растительности, Юнатов делит степи на луговые, настоящие и пустынные, а пустыни — на остепненные и настоящие. Далее в тексте речь идет также о сухих степях (например, табл. 2 на стр. 34).

В табл. 1—4 прослеживается изменение в ряду зональных подтипов растительности синтетических признаков: биологического спектра, проективного покрытия, видовой насыщенности сообществ и соотношения хозяйственных групп растений. Рассматривается также участие разных формаций в составе полос, выделенных по зональным группировкам растительности. Таблицы показывают, насколько контрастен переход от сухих степей к пустынным на фоне близости признаков пустынных степей и остепненных пустынь. Приведенные данные о распространении характерных представителей фауны (тарбаган, полевка Брандта, ящерицы) также подтверждают выраженность северной и размытость южной границ полосы пустынных степей.

Занимающий около трети книги «Обзор основных формаций гобийских пустынных степей» написан очень хорошо. Используя принципы Раменского, автор монографии дает синтетические таблицы для каждой из выделенных единиц. Каждый вид получает оценку постоянства, покрытия и массы, причем поскольку большинство единиц выделено на основе многих описаний, такие оценки являются малосмещенными по отношению к средним генеральных совокупностей. Все таблицы интересно и подробно обсуждены. Весьма информативны и приводимые рисунки вертикальных и горизонтальных проекций травостоев.

Не имея возможности рассмотреть каждую из выделенных Юнатовым единиц, отметим, что недостатки «доминантного» подхода (несмотря на их умелое подчинение экологическим принципам) все-таки сказались при выделении некоторых формаций. Например, в табл. 10 дан обобщенный список караганово-ковыльковых степей, причем в единую группу сведены такие далекие по экологии виды, как *Caragana bungei*, *C. spinosa*, *C. microphylla*, *C. leucophloea*. Юнатов описывает также пустынные, сухостепные сообщества и экстразональные группировки, которые встречаются в условиях полосы пустынных степей.

Большой интерес для специалистов, имеющих отношение к изучению растительности и остальных компонентов природной среды Монголии, представляет изложенная в следующем разделе система районирования. Много полезного найдут практики в заключающем монографию разделе о хозяйственной характеристике Северной Гоби.

Пятый том трудов экспедиции является сборником статей, который позволяет получить представление о проблематике экспедиций и первых результатах стационарного изучения растительности МНР силами геоботаников, биоморфологов, физиологов растений и микробиологов на двух стационарах — пустынно-степном (статьи Т. К. Гордеевой; Т. А. Поповой, И. В. Борисовой, Ж. Санжид; З. Г. Беспаловой; Ц. Даважамца; Т. К. Гордеевой, Т. И. Казанцевой; В. М. Свешниковой, Ш. Ценд; Н. Н. Слемнева, Д. Болд; И. С. Скалона, Б. Пурэвдоржа; К. И. Анисимовой, Б. Оюн) и горно-лесостепном (статьи Н. В. Трулевич; З. Г. Буевич, Р. В. Суховерко; Н. Н. Измайловой; Б. Чойжамца; Г. Эрдинжава; Ц. Даважамца, Н. В. Ловелиуса). В сборнике приняли участие также почвоведы (К. У. Умаров, Г. Н. Якунин; Л. П. Рубцова, В. Л. Андронников; С. В. Максимович), климатологи (И. А. Берсенева; К. И. Кобак) и зоологи (Л. Н. Медведева, Т. В. Баженова; В. В. Кожемякин, В. Н. Орлов; В. Н. Кожемякин). Эти сообщения позволяют видеть, что современное изучение растительности Монголии опирается на многоплановую и достаточно полную характеристику основных доминантов и целых сообществ, их среды и зоокомпонента. Быть может, на данном этапе говорить об экосистемах было преждевременно (к выбранным природным эталонам как к единому целому сотрудники экспедиции, видимо, подойдут несколько позже), однако накапливаемая экспедицией разнообразная научная информация представляет большой научный интерес.

Нет возможности остановиться на всех статьях сборника, и поэтому кратко коснемся лишь тех работ, которые непосредственно продолжают исследования Юнатова по изучению пустынных степей. В статье Т. А. Поповой, И. В. Борисовой и Ж. Санжид приведены новые данные о динамике (сезонной и разногодичной) сообществ пустынных степей и в виде статистически обоснованных диаграмм показан процесс перестройки вертикальной структуры сообществ. В статье И. В. Борисовой и Т. А. Поповой показаны особенности учета фенологического состояния пустынно-степных растений на основе изучения их растянутой во времени феноритмики, а в работе З. Г. Беспаловой — закономерности их цветения и плодоношения. Т. К. Гордеева дает общую характеристику нескольким (эталонным) пустынно-степным сообществам, подчиняя закономерности их распространения влиянию высоты над уровнем моря и в совместной статье с Т. И. Казанцевой обсуждает методические вопросы учета продуктивности с использованием статистической модели. Продуктивность определяется как произведение среднего веса одного растения на плотность его распространения. Этот метод, действительно, наиболее удобен и оптимален при изучении растительности с низким общим покрытием, хотя вывод о его большей точности может быть оспорен.

Уникальные данные о закономерностях распределения корневой системы по вертикальному профилю в змеевково-ковыльковом сообществе, наиболее ярко представляющем пустынную степь, приводит в своей статье Ц. Даважамц. Для пяти видов-доминантов К. И. Анисимова и Б. Оюн изучили сезонную динамику биохимического состава.

Два тома «Трудов» совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции являются несомненным вкладом в изучение своеобразной растительности Монгольской Народной Республики.

Б. М. Миркин.

Башкирский филиал АН СССР,
г. Уфа.

Получено 20 V 1975.

УДК 019.941 (084.4) 581.162.1 : 582.34 (4,

Ádám Boros and **Magda Járai-Komlódi.** An atlas of recent European Moss spores. Akadémiai Kiadó, Budapest, 1975, p. 1—476. (**А. Борос** и **М. Ярай-Комлоди.** Атлас спор современных европейских мхов. 1975)

V. V. UKRAINTSEVA. (A REVIEW)

Морфология спор современных мхов все еще недостаточно изучена. Определение ископаемых спор мхов затруднительно потому, что еще мало работ по морфологии спор современных мхов, а по некоторым группам их совсем нет.

Книга А. Бороса и М. Ярай-Комлоди восполняет этот пробел. Она рассчитана на специалистов по спорово-пыльцевому анализу и бриологов-систематиков.

Появлению рецензируемой работы предшествовали труды Эрдтмана (Erdtman, 1957, 1965), в которых содержатся описания и микрофотографии спор многих современных видов мхов Европы. Книга Бороса и Ярай-Комлоди охватывает значительно большее число видов, споры которых были изучены; в ней также значительно больше иллюстраций, что особенно важно.

Из 977 видов мхов Европы, относящихся к 250 родам (Podpera, 1954), авторами рецензируемой работы исследованы споры 225 видов, относящихся к 152 родам, т. е. почти треть всех видов и более половины родов этого континента. В книге наибольшим числом видов представлены мхи, приуроченные к болотным сообществам, споры которых могут быть обнаружены в торфе; меньше видов, не являющихся обитателями болотных сообществ, но продуцирующих споры в большом количестве. Вероятность находок спор этих видов мхов в ископаемом состоянии несомненно больше, чем тех видов, которые образуют относительно мало спор. Авторы также исследовали споры видов мхов, которые в настоящее время периодически или редко спороносят, так как они допускают, что в прошлом эти виды продуцировали больше спор, чем теперь. Исследованы и споры нескольких ксерофитных видов, селящихся на коренных скальных породах — *Funaria muehlenbergii* Turn., *F. hungarica* Boros, *Pleuridium subulatum* (Huds.) Rabenh. и др. Возможность фоссилизации спор мхов-ксерофитов, по мнению авторов, практически исключена. Однако мы полагаем, что, учитывая возможность переноса спор ветром и токами воды при дожде, можно ожидать их обнаружения в ископаемом состоянии, хотя и в небольшом количестве.

В общей части книги (стр. 1—16) даны основы морфологии спор мхов. Специальная часть (стр. 22—459) включает описания спор всех исследованных авторами видов мхов. Наиболее полно представлены следующие семейства: *Pottiaceae* (22 вида), *Amblystegiaceae* (20), *Mniaceae*, *Dicranaceae*, *Brachytheciaceae* (по 14 видов), *Polytrichaceae* (12), *Ditrichaceae* (8), *Sphagnaceae* (7 видов) и т. д. Все описания выполнены по единому плану. Вначале приведены сведения о распространении вида, дана его экологическая характеристика; далее следуют описание спор — размеры, форма, скульптура — и сравнение их со спорами других видов. В конце дается цитотаксономическая характеристика вида и указывается местонахождение исследованного образца, например: Locality: The Tatry Mts. at Lake Štrbské (Czechoslovakia); Á. Boros, 1967/175.

Приведенные сведения о распространении и экологии каждого исследованного вида окажут помощь палинологам-аналитикам при реконструкциях палеоландшафтов.

Приведенные данные свидетельствуют, что некоторые виды мхов хорошо различаются между собой по спорам, например, представители семейств *Funariaceae*, *Ditrichaceae*, *Sphagnaceae*, *Dicranaceae*, *Bartramiaceae*. Другие различаются с трудом — большинство видов семейств *Polytrichaceae*, *Splachnaceae* и др.

Материал обработан ацетолизным методом. Препараты хранятся в Венгерском национальном музее (Будапешт).

Книга иллюстрирована 237 таблицами микрофотографий и микрографий, выполненных с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов.

Список цитированной литературы включает 74 названия. Имеется алфавитный указатель исследованных таксонов, что значительно облегчает работу с книгой.

Труд авторов заслуживает самой высокой оценки. Эта книга, несомненно, явится ценным пособием как для специалистов по спорово-пыльцевому анализу, так и для бриологов-систематиков.

Книга хорошо издана, однако тираж ее, к сожалению, небольшой.

ЛИТЕРАТУРА

Erdtman G. (1957). Pollen morphology and plant taxonomy (*Gymnospermae*, *Pteridophyta*, *Bryophyta*), II. — Erdtman G. (1965). Pollen morphology and plant taxonomy (*Gymnospermae*, *Pteridophyta*, *Bryophyta*), I. — Podpera J. (1954). Conspectus Muscorum Europaeurum.

В. В. Украинцева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 I 1976.

УДК 019.941 : 002.01 : 93/99 : 58

Т. А. Лукина. Иоганн Фридрих Эшшольц (1793—1831). Научно-биографическая серия. «Наука». Л., 1975. 175 стр., 15 илл. 12 300 экз. Ц. 60 к.

A. M. CHERNIKOV, A. E. BOBROV. *T. A. LUKINA.*
JOHANN FRIDRICH ESCHSCHOLZ (1793—1831). SCIENTIFIC-BIOGRAPHICAL SERIES.
1975

Крупный биолог первой трети XIX века, отважный путешественник, человек, беспредельно преданный науке, — таким предстает со страниц книги Т. А. Лукиной воспитанник и затем профессор Дерптского университета Иоганн Фридрих Эшшольц.

Написанная живо и легко, с широким использованием неопубликованных документов, прижизненных изданий трудов Эшшольца и литературы, отражающей его деятельность, книга содержит много нового и ценного для ботаников.

Эшшольц прожил короткую жизнь — всего 38 лет. Из них 6 лет ушли на путешествия и около 10 лет — на обработку и обобщение собранных материалов и наблюдений, сделанных за годы путешествий.

Деятельность Эшшольца как неутомимого охотника за растениями, обогатившего своими сборами коллекции Ботанического музея Петербургской Академии наук, Петербургского ботанического сада и Дерптского (Тартуского) университета, была высоко оценена учеными-современниками. Его именем назван новый род из семейства маковых (*Eschscholzia* Cham.), обитающий в Калифорнии, и несколько десятков новых видов растений; имя ученого увековечено на географических картах обоих полушарий Земли. В настоящее время Зоологический музей Тартуского университета достойно носит имя его талантливого воспитанника и профессора.

И, несмотря на это, цельной биографии Эшшольца до сих пор не было (за исключением краткого некролога и небольших статей в энциклопедических словарях).[1] Рецензируемая книга Лукиной удачно восполняет этот пробел.

Эшшольц получил образование в Дерптском университете, на медицинском факультете. Однако медицина его не увлекла. В университете он избрал своим наставником профессора естественной истории и ботаники К. Х. Ледебура. В 1815 г. Эшшольц защитил диссертацию на степень доктора медицины и стал мечтать о деятельности натуралиста. Судьба благоприятствовала осуществлению его мечты. Он дважды был приглашен участвовать в русских кругосветных плаваниях О. Е. Коцебу.

В первом плавании на бриге «Рюрик» (1815—1818) Эшшольц участвовал формально в качестве врача, натуралистом был А. Шамиссо, художником — Л. Хорис. Однако Эшшольц удачно сочетал свои официальные обязанности с деятельностью натуралиста, осуществляя ее совместно с Шамиссо. Во втором плавании на шлюпе «Предприятие» (1823—1826) Эшшольц участвовал уже в качестве натуралиста (ботаника и зоолога); его коллегами были молодые ученые — физик Э. Ленц, астроном В. Прейс и минералог Э. Гофман.

Обе экспедиции имели сходные районы своих плаваний: из Петербурга через Атлантический океан вокруг Южной Америки в центральную и северную части Тихого океана, к северо-восточному побережью России, к Аляске и Калифорнии. Обратно в Петербург через Тихий и Индийский океаны вокруг Африки.

В. Л. Комаров, говоря о первом плавании, отмечал, что ботанические исследования Камчатки в XIX веке «начались экспедицией корабля „Рюрик"».[2]

В результате плаваний «Рюрика» и «Предприятия» в Тихом океане были открыты 399 ранее не известных островов, собран огромный флористический и фаунистический материал, не говоря уже о других научных итогах.

Ботанические сборы Эшшольца обрабатывались в основном не им, а Шамиссо, которому Эшшольц передал часть своих коллекций. Шамиссо вместе с Д. Шлехтендалем на протяжении ряда лет публиковал в журнале «Linnaea» описания новых таксонов по своим и Эшшольца сборам. Кроме того, сборы последнего обрабатывались его учителем К. Ледебуром, Р. Траутфеттером, А. Бунге, Д. Бентамом и рядом других ботаников.

Значение гербария Эшшольца для России хорошо понимал организатор Ботанического сада в Петербурге Ф. Б. Фишер. Еще при жизни Эшшольца он приобрел его гербарий, насчитывающий до 12 тысяч листов. Несколько позже (1841 г.) по инициативе К. Б. Триниуса был приобретен для Ботанического музея Академии наук гербарий Шамиссо с вошедшими в него образцами растений Эшшольца, а также ботаническими сборами Л. Хориса (последний был не только художником, но и коллектором, о чем не упоминается в рецензируемой книге).

Таким образом, все ботанические материалы экспедиций на «Рюрике» и «Предприятии» к середине XIX века оказались соединенными в Петербурге в основных ботанических учреждениях страны.

---

[1] Первой публикацией биографии Эшшольца (прижизненной), не учтенной в книге Т. А. Лукиной, является статья «Eschscholtz, Johann Friedrich» (с. 523—525) в книге I. F. Recke und K. E. Napiersky. Allgemeines Schriftsteller und gelehrten Lexikon der Provinzen Livland, Estland und Kurland, Bd. 1. Mitau, 1827.

[2] Тихий океан. Русские научные исследования. Изд. АН СССР. Л., 1926, с. 113.

В 1931 г., при создании Ботанического института АН СССР, эти ценнейшие сборы были сосредоточены в одном месте — в его Гербарии. При их изучении теперь во многом помогут опубликованные в книге Т. А. Лукиной (в ее переводе с немецкого на русский язык) письма Эшшольца к Шамиссо, охватывающие период с 1819 по 1830 г. Эти письма (находящиеся в ГДР, в Рукописном отделе Берлинской государственной библиотеки) никогда ранее не публиковались. Из них мы узнаем о ботанических исследованиях Эшшольца, о его научных замыслах, замечаниях по собранным им коллекциям, о характере его научного сотрудничества с Шамиссо. К сожалению, ответные письма последнего к Эшшольцу пока в архивах не обнаружены, но поиск их не безнадежен. И, видимо, лучше всего его могла бы продолжить автор книги, уже обогатившая свою работу многими документальными первоисточниками, ранее не известными. С их помощью более убедительно показывается становление Эшшольца как видного деятеля науки, вдумчивого исследователя и зрелого путешественника.

Безусловно, ценным в книге является впервые публикуемый полный библиографический список трудов Эшшольца, насчитывающий 36 наименований (бо́льшая их часть связана с результатами его двух путешествий). Он тщательно составлен и точно выверен.

Большую пользу при изучении жизни и деятельности ученого принесет помещенный в книге список использованной автором литературы (на русском, немецком, французском и латинском языках), в которой фигурирует имя Эшшольца. Однако в этом списке желательно было бы указать и такие издания: Ф. И. Рупрехт. Очерки истории Ботанического музея. Записки Академии наук. Т. 6, вып. 2. 1864; В. И. Липский. Гербарий С.-Петербургского сада. 1908. Юрьев; Д. И. Литвинов. Библиография флоры Сибири. Труды Ботанического музея Академии наук. Т. 5. 1909; С. Ю. Липшиц и И. Т. Васильченко. Центральный Гербарий СССР. «Наука». 1968.

В книге Лукиной, к сожалению, отсутствует отдельный список архивных материалов, которые так широко в ней используются. В тексте имеются только ссылки на шифры этих документов и указания на архивы, где они хранятся. Интересно было бы привести и конкретные названия таких материалов, и указать, в какой форме они опубликованы (письма, мемуары и т. д.).

Указатель личных имен, а также хронологическая канва жизни и деятельности Эшшольца, помещенные в книге, являются необходимым для такого издания справочным приложением. Книга хорошо иллюстрирована; в ней впервые воспроизводится несколько оригинальных рисунков Л. Хориса, сделанных во время плавания на «Рюрике».

Из некоторых неточностей и опечаток в книге могут быть отмечены следующие: как дата рождения О. Е. Коцебу указан 1787 г. (стр. 5), действительной же датой является 1788 г., 19 декабря; на стр. 24 отмечена «индейская» вместо индийская смоковница (кактус опунция); на стр. 116 указывается «*Lonigera Ledeburi*», следует же писать *Lonicera Ledebouri;* на стр. 134 указана «*Sivertia*», а должно быть — *Swertia.* В. Г. Тилезиус фон Тиленау (1769—1857) указан как ботаник (стр. 124), в то время как в Петербургской Академии наук он был более известен в качестве зоолога.

На стр. 22 помещена (очень необходимая в книге) «Схема маршрута экспедиций О. Е. Коцебу». К сожалению, название схемы не соответствует ее содержанию. На схеме показан маршрут лишь одной экспедиции на шлюпе «Предприятие», а маршрут брига «Рюрик» здесь отсутствует (другой же схемы в книге не приводится). Это, естественно, является досадным упущением; показ маршрута «Рюрика» помог бы более ясно представить район плавания брига и исследований Эшшольца и Шамиссо. Между тем в книге И. П. Магидовича «Очерки по истории географических открытий» (1967), упоминаемой Т. А. Лукиной в списке использованной ею литературы, приводится (стр. 434) четкая схема обоих плаваний Коцебу.

Но эти неточности и некоторые упущения в книге никак не умаляют большой познавательной ценности, нового труда Т. А. Лукиной. Он, без сомнения, станет заметным звеном в издаваемой Академией наук СССР научно-биографической серии, завоевавшей заслуженный авторитет у читателей.

А. М. Черников, А. Е. Бобров.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 II 1976.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.134.8

Transport in plants. I. Phloem transport. Editors M. H. Zimmermann a. J. A. Milburn. Berlin. Springer-Verlag. 1975. Vol. I, p. 1—535. (Encyclopedia of plant physiology. New Series). (Транспорт в растениях. I. Флоэмный транспорт. Нов. сер. «Энциклопедия по физиологии растений», 1975, том I)

YU. V. GAMALEY. (A REVIEW)

Три десятилетия назад по инициативе В. Руланда (W. Ruhland) была начата публикация серии книг под общим названием «Энциклопедия по физиологии растений». Это издание снискало огромную популярность среди научных работников и преподавателей. В общей сложности по фундаментальным проблемам физиологии растений было опубликовано 18 томов объемом в 22 тысячи страниц. В 1967г. вышел последний том этой серии.

В связи с тем, что разработка и внедрение современных методов исследований привели к появлению новых областей физиологии, смежных с биохимией, биофизикой и цитологией, было принято решение приступить к выпуску новой серии книг под тем же названием. Ее специфика должна заключаться в более глубоком освещении молекулярных и клеточных основ физиологических процессов. Издательство «Springer-Verlag» планирует выпускать ежегодно по 2—3 книги новой серии. Первые 3 тома предполагается посвятить транспорту веществ в растении. Один из них — «Флоэмный транспорт» — уже издан в 1975 г. Два следующих тома, отведенных для рассмотрения транспорта веществ в пределах отдельных тканей, клеток, внутриклеточных структур, готовятся к печати.

Том «Флоэмный транспорт» составлен из 5 крупных разделов: 1) структурные предпосылки флоэмного транспорта; 2) химическая природа веществ, транспортируемых по флоэме; 3) экспериментальные данные о флоэмном транспорте; 4) гипотетические модели механизма флоэмного транспорта; 5) заполнение флоэмы и циркуляция веществ внутри нее. Каждый раздел состоит из ряда глав, написанных разными авторами и призванных отразить все аспекты проблемы передвижения веществ по флоэме.

Первые две главы (авторы M. V. Parthasarathy; W. Eschrich) посвящены структуре ситовидных элементов флоэмы. По данному вопросу только за последние 10 лет опубликованы 4 монографии и более сотни оригинальных статей, поэтому легко представить затруднения авторов при подборе материала для сравнительно небольших глав. С точки зрения проблем транспорта наиболее важными морфологическими деталями являются структура пор ситовидной пластинки и наличие или отсутствие в клетках Ф-белка. Этим вопросам и уделено наибольшее внимание.

В следующих двух главах (авторы H. Ziegler; W. Eschrich, W. Heyser) излагаются биохимические данные о составе флоэмного эксудата и ферментативной активности в ситовидных элементах. Столь полная характеристика флоэмной ткани с биохимических позиций представлена впервые. Главы содержат много новых, не публиковавшихся ранее сведений.

Далее идут физиологические по своему содержанию разделы. В главах с 5 по 11 (авторы: M. J. P. Canny; A. F. G. Dixon; A. J. Peel; J. Van Die, P. M. L. Tammes; D. S. Fensom; W. Eschrich; D. R. Geiger. S. A. Sovonick) подробно описывается фактический материал о флоэмном транспорте, собранный в процессе самых разнообразных экспериментов. Здесь приводятся результаты изучения параметров массового тока по флоэме с помощью методов учета накопления углеводов в отдельных органах путем использования стилетной техники и техники изоляции флоэмных тяжей после ингибирующих воздействий и нанесения поранений. В 12—16 главах (авторы: M. J. P. Canny; D. C. Spanner; J. A. Milburn; D. S. Fensom; M. T. Tyree, J. Dainty) на основании новейших структурных и функциональных данных критически анализируются современные теории флоэмного транспорта. К ним относятся широкоизвестные гидростатическая теория Мюнха и электроосмотическая теория и вновь выдвигаемые — перистальтическая теория, основанная на участии в транспорте сократительных белков, и ряд других. В качестве серьезного возражения против модели транспорта, основанной на гидростатической теории Мюнха, выдвигаются данные о наличии встречных потоков веществ внутри флоэмы; реальность остальных теоретических моделей подвергается сомнению главным образом в связи с их высокой энергоемкостью. Тем не менее большинство авторов констатируют принципиальную приемлемость гидростатической теории для всех таксономических групп растений и перистальтической — для представителей покрытосеменных.

В последнем разделе, составленном из 3 глав (авторы: D. R. Geiger; W. Höll; J. S. Pate), излагаются сведения о загрузке флоэмы углеводами, о циркуляции их внутри флоэмной ткани, о перераспределении растворов между ксилемой и флоэмой. Здесь в центре внимания авторов паренхимные элементы флоэмы, которые, согласно последним структурным, биохимическим и функциональным исследованиям, играют важнейшую роль в указанных процессах. В отличие от ситовидных элементов это, как правило, клетки с исключительно высокой метаболитической активностью, они способны контролировать флоэмный транспорт. Такова основная идея этих глав.

Опубликованная книга систематизирует сведения, накопленные в результате огромного числа исследований. Она содержит достаточно полную информацию по всем вопросам флоэмного транспорта. Для специалистов, уже работающих в области анатомии и физиологии проводящих тканей, книга полезна как справочное пособие, для вновь приступающих к исследованиям в этой области она ценна и тем, что может облегчить ориентацию в колоссальной по объему литературе.

В составлении тома приняли участие крупнейшие специалисты, представители всех наиболее авторитетных исследовательских школ. Отдельные главы по содержанию перекрывают друг друга, и в данном случае это хорошо, поскольку позволяет познакомиться с особенностями трактовки отдельных вопросов флоэмного транспорта представителями разных школ.

Книга прекрасно оформлена, снабжена большим количеством первоклассных иллюстраций и обширнейшим библиографическим списком. Работа с ней доставит удовольствие самому взыскательному читателю.

Идея создания серии подобных книг безусловно удачна. Нет сомнения в том, что и дальнейшие публикации в рамках данной серии будут встречены с большим интересом.

Ю. В. Гамалей.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 III 1976.

УДК 019.241 : 002.01 : 582.26 (520)

Advance of phycology in Japan. Ed. by J. Tokida and H. Hirose VEB Gustav Fisher, Jena, 1975, p. 1—355, 161 fig. and 30 tabl. (**Успехи альгологии в Японии.** Под ред. Х. Токида и Х. Хирозе, 1975)

K. L. VINOGRADOVA. (A REVIEW)

В настоящее время по размаху и высокому уровню теоретических и практических исследований в области альгологии Япония занимает одно из первых мест в мире. Поэтому рецензируемая книга в определенной мере отражает успехи всей науки о водорослях. Она представляет собой серию обзоров по наиболее разработанным в Японии отраслям научной и прикладной альгологии, написанных разными авторами — наиболее сведущими специалистами в своей области. Благодаря тому, что обзоры составлены с учетом данных мировой науки, читатель получает представление о состоянии обсуждаемой проблемы в целом и о роли в ее разработке представителей японской науки. Вместе с тем эту книгу нельзя считать сводкой новейших достижений науки о водорослях. За очень немногими исключениями в ней излагаются и обсуждаются уже опубликованные материалы, причем опубликованные преимущественно в шестидесятые годы. Довольно часто последние цитируемые работы относятся к 1968—1969 гг., и весьма редко упоминаются оригинальные работы 1970—1972 гг. Это не может не вызвать некоторого разочарования, так как при современных темпах развития науки пять лет — заметный срок, тем более, что за последнее пятилетие в Японии достигнуты немалые успехи в изучении водорослей, которые не нашли отражения в книге.

В книге 7 глав, посвященных филогении, морфологии, циклам развития, физиологии, экологии, распространению и практическому использованию водорослей; иными словами, она охватывает почти весь круг проблем современной альгологии. Но поскольку главная идея книги — показать то, что сделано по каждой проблеме в одной стране, содержание глав невольно оказывается весьма пестрым и не всегда равноценным. Конечно, не все проблемы, представленные в книге, разработаны в Японии в одинаковой мере. Некоторые главы, как, например, глава о разведении морских водорослей, написаны почти исключительно по данным японских исследователей, другие (например раздел о тонкой структуре золотистых водорослей) — построены главным образом на мировых данных. И, наконец, часть вопросов альгологии, с успехом разрабатываемых в Японии, вообще не нашла отражения в книге.

Каждая глава содержит от одного до шести обзоров, в разной степени связанных друг с другом по смыслу. Так, например, в главе «Морфология водорослей» наряду со сведениями о тонком строении клеточных покровов *Chrysophyta* имеются данные о ядерном делении и числе хромосом у зеленых, бурых и красных водорослей.

В конце каждого обзора, т. е. каждого раздела главы, приводится обширная библиография, сама по себе представляющая достаточно ценный справочный материал.

Многообразие изложенного в книге материала создает определенные трудности для рецензента, пытающегося дать книге общую критическую оценку.

Глава, посвященная филогении водорослей, состоит из трех разделов, в которых с филогенетической точки зрения обсуждаются результаты изучения ультраструктуры хлоропластов, химического строения клеточных оболочек и фотосинтетических пигментов у водорослей. Ультраструктура хлоропластов лучше всего изучена у зеленых водорослей (*Chlorophyta*), у них она и наиболее разнообразна. В пределах изученных японскими специалистами порядков *Siphonales*, *Dasycladales*, *Siphonocladales* и *Cladophorales* выделено несколько типов хлоропластов, которые отличаются морфологией пластид, расположением тилакоидов, строением пиреноида, а также наличием амилопластов и их тонкой структурой. На основании полученных данных уточняется систематика этих водорослей, обоснованно подтверждаются близость порядков *Siphonocladales* и *Cladophorales* и наличие двух сравнительно обособленных групп в порядке *Siphonales*. Однако филогенетическая схема этих водорослей, которая построена на основе особенностей тонкой структуры хлоропластов, неубедительна и лишний раз подтверждает то, что любая филогенетическая система должна строиться на основе комплекса признаков.

Что касается бурых водорослей, то здесь весьма интересны с точки зрения классификации *Phaeophyta* данные о наличии и характере пиреноидов у представителей всех порядков, полученные главным образом благодаря работам Т. Хори (T. Hori). Оказалось, что пиреноиды широко распространены у изогамных и анизогамных форм, тогда как в порядках с оогамным половым процессом явно выражена тенденция к их исчезновению.

Заметный вклад внесли японские исследователи в изучение химического строения полисахаридов в оболочках водорослей — альгиновой кислоты и фукоидина — у бурых, агара — у красных. В результате изучения клеточных оболочек зеленых водорослей и обнаружения в их составе разных веществ таких как целлюлоза, ксилан, маннан, предлагается ряд таксономических перестроек, которые не всегда, однако, выглядят достаточно обоснованными. Так, лишь на основании того, что у *Bryopsis maxima* оболочка состоит преимущественно из ксилана, все семейство *Bryopsidaceae* предлагается поместить в порядок *Caulerpales*, тогда как по многим другим признакам это семейство несомненно ближе к *Codiales*, где обычно и помещается. Таким образом, и в этом разделе более интересным является обзор фактических данных, чем выводы об их значении для филогении исследованных групп.

Изучение фикобилинов (фикоэритрина и фикоцианина) у красных и синезеленых водорослей в Японии показало, что в отделе *Cyanophyta* можно различить 4 типа спектров поглощения фикоэритринов и столько же — в отделе *Rhodophyta*. Интересно, что три из них являются общими для обоих отделов. Наиболее широко распространенный у синезеленых тип спектра, характеризующийся единственным пиком при 560—574 нм, у представителей красных водорослей отсутствует, так же как в отделе *Cyanophyta* не встречается тип кривой поглощения фикоэритринов, известный у наиболее высокоорганизованных *Rhodophyta*. Этот факт, по мнению Х. Хирозе (H. Hirose), показывает, что между двумя отделами существует более тесная филогенетическая связь, чем полагали раньше.

Обширная глава о морфологии водорослей (занимающая в книге около 70 страниц) объединяет такие разные вопросы, как тонкая структура клеточных покровов *Chrysophyta* и *Bacillariophyta* и цитология зеленых, бурых и красных водорослей. Раздел о тонкой структуре жгутиков, панциря, чешуек, а также о внутриклеточном строении золотистых водорослей составлен преимущественно по многочисленным мировым данным. При чтении этого насыщенного фактами и богато иллюстрированного раздела становится очевидным значение электронной микроскопии для систематики и классификации *Chrysophyta*. Строение длинного жгутика сближает эти водоросли с диатомовыми, желтозелеными и бурыми водорослями. Многочисленные особенности строения чешуек, не видные в световом микроскопе, позволяют открывать множество новых видов. По сравнению с золотистыми водорослями электронномикроскопическое изучение диатомовых в Японии более широко. Х. Окуно (H. Okuno), автор раздела о тонкой структуре панциря диатомовых, — крупный специалист в этой области, один из первых начавший изучение диатомовых в электронном микроскопе. В этом разделе обобщаются данные о разнообразном строении пор и ситовидных мембран и приводится их классификация. Окуно высказывает мысль о большом значении признаков тонкой структуры панциря для систематики диатомовых и подтверждает ее описанием нового рода *Pinnunavis*. Однако в разделе представлены результаты, полученные только при изучении водорослей в трансмиссионном электронном микроскопе, тогда как во всем мире, в том числе и в СССР, уже широко применяется сканирующий электронный микроскоп.

В этой же главе рассматриваются вопросы митоза и мейоза у ряда зеленых, бурых и красных водорослей. Несомненный интерес представляет описание различных цитологических методик, используемых японскими специалистами, включая и предложенные ими, а также сведения о числе хромосом у 5 видов зеленых, 42 видов бурых и 25 видов красных водорослей.

Следующая глава книги посвящена циклам развития *Rhodophyta*. Особенно тщательно изучен японскими альгологами цикл развития промысловой водоросли *Porphyra*. В многочисленных работах они не только подтвердили наличие у всех японских видов *Porphyra* нитчатого тетраспорофита — *Conchocelis*, но и показали, что морфологические признаки, свойственные этой микроскопической просто организованной стадии, можно использовать для разграничения видов в пределах рода.

Долгое время считалось, что для некоторых групп флоридеевых характерен жизненный цикл типа *Nemalion*, состоящий из смены гаплоидных гаметофита и карпоспорофита при отсутствии тетраспорофита. Исследования последних лет, в том числе работы японских специалистов по циклам развития представителей *Bonnemai-*

soniaceae и *Nemaliales*, убедительно показали наличие у этих водорослей микроскопического тетраспорофита и дали интересные сведения о влиянии факторов среды на образование органов размножения и развитие водорослей. Кроме того (во многом благодаря японским исследованиям), было установлено, что у красных водорослей, цитологический цикл которых считался гаплофазным, мейоз происходит не в зиготе, а на стадии тетраспорофита. Это привело к важному заключению, что в отделе *Rhodophyta* гаплофазный цикл отсутствует полностью.

Глава, в которой рассматривается физиология водорослей, состоит из шести самостоятельных обзоров. Первый посвящен физиологии *Porphyra*. В нем на основе многочисленных работ подробнейшим образом излагаются сведения о содержании витаминов, минеральных веществ, аминокислот и других органических соединений в клетках и клеточных стенках, о процессах дыхания и роста, а также обсуждается зависимость этих процессов от комплексного воздействия факторов среды, в частности такого немаловажного в современных условиях фактора, как загрязнение. Физиологические исследования фукусовых в Японии сконцентрированы на вопросе о дифференциации оплодотворенного яйца, т. е. касаются в первую очередь эмбриологии *Fucaceae*. В результате обширных исследований, начатых еще в 1911 г., выяснен механизм образования первичного ризоида, а также условия, стимулирующие и подавляющие его развитие.

Много места уделено успехам, достигнутым в изучении физиологии и биохимии *Chlorella*. Методами синхронной культуры (улучшенными японскими специалистами) изучены изменения аргинин-содержащих пептидов, алифатических аминов, нуклеиновых и жирных кислот на протяжении жизненного цикла *Chlorella ellipsoidea*. Кроме того, суммируются данные о клеточном делении и процессах дегенерации и регенерации хлоропластов у видов *Chlorella*. Дан обзор работ, преимущественно японских, посвященных механизму фотосинтеза, которые выполнены на *Chlorella* и других водорослях, включая бурые, красные и синезеленые.

Одна из глав посвящена развитию экологии морских водорослей. Изучение их экологии в Японии стимулируется потребностями промысла и разведения многих видов. Значительное место в экологических исследованиях занимает изучение жизненных форм водорослей и сукцессий морских растительных сообществ в процессе заселения новых субстратов, без чего невозможны работы по искусственному разведению и акклиматизации полезных видов. В отличие от наземных сообществ сукцессия в море — процесс весьма быстрый. При заселении нового субстрата происходит последовательная смена микроорганизмов (включая бентосные диатомовые), вертикальных форм эфемеров, подушковидных и корковых эфемеров, истинных однолетников и, наконец, различных многолетников. Доминирование многолетников свидетельствует о достижении сообществом климакса. В смене растительных сообществ в море очень важным фактором является скорость, с которой водоросли заселяют субстрат, и их способность сохраняться на субстрате длительное время, т. е. продолжительность жизни. Однако в сильно меняющихся условиях преимущество получают однолетние формы. Сукцессия морских растительных сообществ проявляется в смене жизненных форм и изменении количества видов. На начальных стадиях сукцессии число видов возрастает, но затем многие виды вытесняются, не выдерживая конкуренции с небольшим числом доминирующих видов.

В Японии изучение вертикальной зональности в распределении водорослей ограничено главным образом литоралью. Многочисленные работы японских альгологов дали весьма интересные результаты. Они в целом подтвердили положение о том, что приливо-отливные колебания, оказывая сильное физиологическое воздействие на водоросли, влияют на возникновение и характер зональности. Однако отношение к фактору обсыхания — не единственная причина зонального распределения водорослей. Последнее определяется комплексным воздействием абиотических и биотических факторов и представляет собой конечную ступень экологических сукцессий. Опытами установлено, что отдельные виды образуют пояса в горизонтах, которые могут не соответствовать их физиологическому оптимуму. Это может быть следствием их конкурентных и иных взаимоотношений с другими водорослями и животными или воздействия физико-химических факторов, которые не связаны непосредственно с фактором осушения. Данные о вертикальном распределении водорослей на разных глубинах весьма немногочисленны. На побережье Японии в районах, где проходит теплое течение и велика прозрачность, донные водоросли встречаются на больших глубинах — от 100 до 200 м; это относится в равной мере к зеленым, бурым и красным водорослям.

В краткой седьмой главе о распространении водорослей обобщены результаты флористических исследований в Японии. В настоящее время благодаря работам многих альгологов, начиная с К. Окамуры (K. Okamura), флора бентосных водорослей Японии — их видовой состав и распространение по побережью японских островов — изучена во всех подробностях. Поэтому вызывает разочарование то, что в главе, посвященной одной из интереснейших проблем альгологии, в основном излагаются данные, полученные еще в 20-е годы, хотя и подтвержденные позднейшими исследованиями. Все побережье Японии делится на пять флористических районов, различающихся по набору видов и соотношению различных фитогеографических элементов.

Одна из интереснейших глав книги — о практическом значении водорослей Японии — освещает все основные направления прикладной японской альгологии. Раздел об азотфиксирующих синезеленых водорослях написан одним из крупнейших специалистов в этой области знаний — А. Ватанабе (A. Watanabe). Он дает представление о видовом составе азотфиксирующих синезеленых водорослей, их распространении в различных естественных местообитаниях, в том числе в качестве симбионтов, а также об их применении в виде зеленого удобрения. Создана классификация почв Японии по активности азотфиксации. Разработанные японскими специалистами методы выращивания и длительного хранения этих водорослей способствовали их широкому применению в качестве удобрения, увеличению плодородия почвы и значительному повышению урожаев риса.

Искусственное разведение морских водорослей в Японии проводится на таком высоком уровне и в таких масштабах, как ни в одной стране мира. К числу излюбленных пищевых продуктов японцев, спрос на которые неизменно растет, относится порфира и ундария. Вместе с ростом спроса совершенствуются методы разведения и добычи этих водорослей. Успехи в этой области во многом определяются тем, что в Японии условия и способы добычи и искусственного разведения разрабатываются на строго научной основе — в результате тщательного и всестороннего изучения биологии, экологии и физиологии культивируемых видов: их циклов развития, сезонов размножения, скоростей роста в зависимости от различных факторов среды (таких, как температура, свет, наличие биогенов, удельный вес воды, лунные ритмы и т. п.). Вследствие сложного жизненного цикла порфиры процесс разведения этой водоросли чрезвычайно трудоемок; он включает следующие этапы: сбор карпоспор и получение массовой культуры нитей *Conchocelis* на раковинах или искусственных субстратах, высев конхоспор на специальный субстрат (обычно это веревочные сети), выращивание проростков и долговременное хранение сетей с рассадой при низких температурах. Многие процессы, включая добычу и изготовление товарного продукта, механизированы. В настоящее время в СССР проводятся первые опыты по искусственному разведению морских макрофитов; поэтому разделы о разведении порфиры и ундарии интересны для нас не только тем, что содержат множество сведений по биологии и экологии этих видов, но и подробным описанием способов и процессов разведения и добычи водорослей. Главу заключает краткий обзор использования морских водорослей в медицине. В последнее время в условиях увеличивающейся радиации виды морских бурых водорослей приобретают все большее значение благодаря недавно открытой у них способности выводить из человеческого тела радиоактивный стронций при употреблении их в пищу.

В заключение отметим основные достоинства книги. Во-первых, в ней рассматривается чрезвычайно широкий круг проблем альгологии. Во-вторых, большое место в ней отведено изложению данных исследований по каждой проблеме. Это особенно важно, так как далеко не все японские работы доступны специалистам из других стран из-за языкового барьера. Очень хорошее впечатление производит тщательность и целенаправленность альгологических исследований в Японии; это позволяет получать многообразную и в высшей степени достоверную информацию. В-третьих, книга прекрасно иллюстрирована и содержит обширную библиографию. Все это залог того, что книга явится ценным научным и справочным пособием и найдет многих читателей у нас и за рубежом.

К. Л. Виноградова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 I 1976.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (47+57)006.3 : 528.9 : 502.7

РОЛЬ КАРТОГРАФИРОВАНИЯ В РЕШЕНИИ ВОПРОСОВ ОХРАНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА. (ПО МАТЕРИАЛАМ VI ВСЕСОЮЗНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ ПО ТЕМАТИЧЕСКОМУ КАРТОГРАФИРОВАНИЮ Киев, 23—25 апреля 1975 г.)

A. S. KARPENKO. THE ROLE OF MAPPING IN SOLVING THE PROBLEMS OF PLANT WORLD PROTECTION (ON THE MATERIALS OF THE VI ALL-UNION CONFERENCE ON THEMATIC MAPPING, KIEV, 23—25 APRIL 1975)

Начиная с 1975 г. в государственные планы развития народного хозяйства включен раздел «Охрана природы и ее рациональное использование». Государственные органы, планирующие и осуществляющие мероприятия по охране природы, нуждаются в достоверной информации о состоянии природы: об ее изменениях под влиянием хозяйственной деятельности человека, об эффективности мер по охране природы и т. д. Одним из способов передачи такой информации являются тематические карты.

Очередная VI Всесоюзная конференция по тематическому картографированию была поэтому посвящена задачам картографического обеспечения охраны природы и окружающей среды в СССР. Конференция была организована Центральным научно-исследовательским институтом геодезии, аэросъемки и картографии (ЦНИИГАиК, Москва), Киевским университетом, Географическим обществом УССР, Сектором географии АН УССР. В ее работе приняло участие более 300 человек из 30 городов страны.

Пленарные заседания были посвящены общим теоретическим вопросам картографического обеспечения охраны природы и окружающей среды. Кроме того, работало 6 секций по следующим проблемам: 1) картографический метод изучения природной среды и естественных ресурсов; 2) картографический метод изучения социально-экономической среды и рационального использования экономических ресурсов; 3) картографический метод изучения континентального шельфа и рационального использования его ресурсов; 4) аэрокосмические методы изучения окружающей среды и природных ресурсов; 5) автоматизация и механизация работ по тематическому и комплексному картографированию; 6) тематическое и комплексное картографирование Украинской ССР.

Материалы конференции опубликованы (на ротапринте) в виде тезисов 228 докладов выпусками по каждой секции отдельно. Всего было заслушано около 70 докладов и сообщений. Опубликованные тезисы дают более полное представление о проводимой в нашей стране работе по данной проблеме, чем данные, приведенные в заслушанных докладах.

Неудачным было выделение вопросов картографирования УССР в отдельную секцию, так как одновременность работы разных секций не позволила участникам конференции в полном объеме познакомиться с достижениями украинских картографов.

Для настоящего сообщения мы сделали выборку из опубликованных материалов конференции (в основном использовали материалы пленарных заседаний, первой и последней из перечисленных выше секций)[1] с точки зрения охраны растительного мира. Мы считали необходимым написать хроникальную статью по этой проблеме, так как вопросы картографирования охраны растительного мира (особенно методические) только начинают освещаться в печати, и их обсуждение значительно отстает от запросов жизни, поэтому оперативная информация ботаников о достижениях в области тематической картографии очень нужна. К тому же малый тираж тезисов (всего 200 экземпляров) и слабое их распространение сделали эти выпуски с самого начала редкими изданиями.

Обстоятельный вступительный доклад на пленарном заседании **П. И. Полетаева** (Госплан СССР), **Е. И. Игнатьева** и **Е. Н. Никольской** (Совет по изучению производительных сил (СОПС) при Госплане СССР, Москва) был посвящен планированию охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов в СССР, а также некоторым вопросам их картографического обеспечения. Подчеркивалось, что сохранение природы и ее рациональное использование с 1975 года стали содержанием практической деятельности многих учреждений и отдельных лиц; впервые эта работа развернулась в таких огромных масштабах. Для ее выполнения нужен ряд тематических карт, в первую очередь карт современного состояния окружающей среды, особенно «горячих точек нарушенности».

---

[1] VI Всесоюзная конференция по тематическому картографированию «Задачи картографического обеспечения охраны и окружающей среды СССР» (Киев, апрель, 1975). Секция «Применение картографического метода в изучении природной среды и рационального использования природных ресурсов». Секция «Тематическое и комплексное картографирование Украинской ССР». (Тезисы докладов). М., 1975.

Н. Н. Некрасов, Е. Н. Никольская (СОПС) и **М. И. Никишов** (ЦНИИГАиК) сделали доклад о «создании отраслевых тематических научно-справочных карт для планирования как базы для охраны природы и окружающей среды. Они также подчеркнули острую потребность в картах для этой работы. Особенно необходимо создание серий тематических карт природы масштабов 1 : 1 000 000 и 1 : 2 500 000 с качественными и количественными характеристиками; помимо традиционных научно-справочных карт, необходимы кадастровые карты, карты загрязненности и нарушения среды, карты мероприятий по охране природы, карты прогноза изменений среды в будущем. Одной из первоочередных задач тематического картографирования является разработка содержания и методов создания карт охраны природы и окружающей среды.

Очень важной формой охраны живой природы являются заповедники, служащие эталонами экосистем и резервами генетического фонда. Им был посвящен доклад **В. Л. Рашека и А. В. Чумаковой** (Центральная лаборатория охраны природы Министерства сельского хозяйства СССР, Москва) о картографическом обеспечении организации сети заповедников страны и их деятельности. Авторы доклада выделяют два уровня картографического обеспечения работ системы заповедников (неудачно называемые ими этапами): 1) организация рациональной сети заповедников страны, 2) организация деятельности заповедников.

1. При организации рациональной сети заповедников авторы выделяют две формы картографического обеспечения: карты, содержащие исходные данные для построения сети заповедных объектов, и карты, отражающие результаты этой работы — состояние сети заповедников страны в какой-либо отрезок времени. Первая группа должна включать ряд карт тематических: гипсометрическую, геоморфологическую, гидрологическую, климатическую, почвенную, геоботаническую, карту лесов, зоогеографическую, ландшафтную, исторических объектов, населения, экономическую.

2. Картографическое обеспечение деятельности существующих заповедников заключается главным образом в составлении серий инвентаризационных крупномасштабных карт каждого заповедника, включающих гипсометрическую, геоморфологическую, гидрологическую, почвенную, геоботаническую, лесную, зоогеографическую и ландшафтную карты. Эти карты должны периодически обновляться.

А. С. Карпенко (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград) раскрыла некоторые возможности использования существующих геоботанических карт для целей охраны природы. При решении вопроса о заповедании или других формах охраны и углубленного изучения отдельных территорий как эталонов природы в первую очередь необходимо выбирать плакорные участки, но именно они во всех природных зонах европейской части СССР подвергаются уже не один век наибольшему воздействию человека. Поиск картографическим методом более или менее сохранившихся плакорных лесов Карпенко показала на примере Удмуртской АССР и части Кировской области. Для этой территории составлена карта плакоров, а затем с ее помощью сделана выборка соответствующих контуров среднемасштабной геоботанической карты. Сохранность плакорных лесов ничтожна, и тем ценнее каждый из участков.

Интересные данные, полученные сотрудниками Тартуского университета, были изложены в двух докладах. **А. А. Райк, И. А. Арольд, Я. В. Ланкотс, Ю. Э. Ягомяги** поделились опытом составления карт для решения проблем охраны природы в Эстонской ССР. Они составили серии карт разных масштабов, соответствующие основным уровням территориальных планировок. Для территории всей ЭССР ими выполнены схема функционального зонирования, на которой выделены национальный парк, заповедники, заказники, перспективные рекреационные территории: карта заказников и объектов охраны природы; схема территорий, требующих специального учета при хозяйственном использовании земель, на ней, помимо заповедников и заказников, показаны территории, для которых рекомендуется установить охранный режим (в том числе более 100 переувлажненных местностей, представляющих интерес с точки зрения охраны вод, научных исследований, для ягодно-грибного хозяйства и туризма); леса зеленой зоны, парковые и курортные леса, почво- и водоохранные леса и др. На основе обзорных карт республики возможен выбор места для более детального картографирования.

Различия в функциях карт одной тематики, но разных масштабов выступают довольно четко. Например, карта объектов охраны в м. 1 : 1 500 000—1 : 2 500 000 передает общую картину их расположения; карта в м. 1 : 600 000 дает возможность определить принадлежность этих объектов к низшим административным единицам, планировать маршруты экскурсий; карта в м. 1 : 100 000—1 : 50 000 позволяет установить основной природный и социально-экономический фон охраняемых объектов, в том числе объектов местного значения и памятников природы; карта в м. 1 : 25 000—1 : 10 000 показывает точное расположение объекта по отношению к формам рельефа, водоемам, угодьям, дорогам, стройкам, стоянкам машин, местам отдыха туристов и т. д., что совершенно необходимо для обеспечения действенной охраны объекта.

Л. М. Васильев сделал доклад об изображении охраны природы в атласе лесхоза (на примере Тартуского лесхоза). Атлас лесхоза представляет собой систему карт, отображающих административное деление территории лесхоза и характеризующих лесной фонд, лесные культуры, рубки ухода, промыслы побочного использования; в атлас входят также карты и диаграммы охраны леса, мелиорации, строительства дорог, механизации лесохозяйственных работ, использования древесины, заготовленной в ходе промежуточного пользования, жилищного и производственного строительства, результатов социалистического соревнования и популяризации знаний о лесе и охране природы. На карте охраны природы лесхоза фоновой расцветкой выделены лесопарковые зоны, заказники, охотничьи хозяйства, а значковым способом показаны охраняемые объекты, в том числе парки, дендрарии, вековые деревья. По цвету значков различаются объекты республиканского и межрайонного значения. На полях карты приводятся графики и диаграммы, отображающие заготовку кормов для лесных зверей, заготовку грибов и ягод, а также динамику этих явлений.

На карте лесной пропаганды отражается деятельность лесничеств на поприще охраны природы. Знаковым способом показаны размещение и размеры школьных лесничеств, а картодиаграммой — работа школьников и взрослых на посадках леса и их участие в прочих мероприятиях, посвященных празднику «День леса», а также места выступлений работников лесного хозяйства с лекциями по вопросам охраны природы.

Наличие сопоставимых карт различного содержания дает возможность целесообразно планировать работу по охране природы, объединять усилия представителей разных организаций и ведомств в борьбе с нарушениями охранного режима и показывать данные их сводок в удобной для оперативной деятельности форме.

С. Г. Любушкина, К. В. Пашканг, Н. Н. Родзевич (Московский педагогический институт им. В. И. Ленина) сделали доклад о разработке системы оценочных карт административной области для целей рационального природопользования (на примере Калужской области). На основе оригинальной ландшафтной карты Калужской области они выполнили в одном масштабе ряд оценочных карт для целей сельскохозяйственного производства, рекреации и собственно охраны природы.

Проблему охраны природы отражает несколько карт. Авторы подчеркнули, что в целях охраны природы и организации рационального природопользования при составлении карт необходимо предусматривать не только охрану отдельных природных объектов, они должны также служить источником знаний, позволяющим предвидеть возможные неблагоприятные последствия, возникающие в процессе хозяйственного воздействия человека на природу. Карта нарушений природных условий показывает нерационально эксплуатируемые леса, разрушающиеся памятники садово-паркового искусства, земли, нарушенные горными выработками, и т. д. На карту преобразований природы нанесены заказники, водоохранные лесные массивы, зеленые зоны вокруг городов и поселков, участки, где проведены различные мелиоративные работы (осушение болот, улучшение лугов и т. д.), участки рекультивированных земель. Для охраны природы определенный интерес представляют также карты распространения первичных и вторичных лесов, лесистости и лесосведенности по ландшафтам (в процентах от площади ландшафта), размещения плотин на малых реках в различные исторические периоды, карта степени антропогенной модификации природных ландшафтов области.

В. И. Рябчикова (ЦНИИГАиК) и **К. К. Скрипчинский** (Институт биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР, Магадан) изложили задачи комплексного картографирования территории нового освоения в связи с проблемой охраны окружающей среды (на примере Чукотского национального округа). Учитывая исключительно низкую способность ландшафтов Севера «самоочищаться» и восстанавливать нарушенный растительный и почвенный покров, чрезвычайно важно определить направленность и интенсивность хозяйственного воздействия человека на природные территориальные комплексы. На ландшафтной карте обозначены категории хозяйственного пресса на ландшафт: девственная, микроантропогенная, мезоантропогенная и макроантропогенная. На картах природоохранительной тематики предполагается отображать, помимо территорий заповедников, заказников и опытных станций, следующие объекты: участки реликтовых чозениево-тополевых лесов с целью их охраны; загруженность пастбищ и оптимальная нагрузка оленьего поголовья на пастбища с целью сохранения пастбищных угодий от выбивания и снижения продуктивности; земли, нарушенные при добыче полезных ископаемых, для проведения мероприятий по их рекультивации; территории с наличием и возможным проявлением неблагоприятных природных процессов — обвалов, оползней, эрозии, солифлюкции и т. д.

Ж. Карабаев, А. А. Рафиков и **Х. Акбаров** (Академия наук Узбекской ССР) изложили некоторые общие вопросы создания карт охраны природы и окружающей среды Узбекистана. В изучении с помощью картографического метода проблем охраны природы и рационального использования природных ресурсов они выделяют следующие основные задачи: 1) познание природных явлений и процессов и отображение на картах их размещения, развития и влияния на окружающую среду; 2) характеристика положительных и отрицательных воздействий человека на окружающую среду в пространственном аспекте; 3) определение наиболее рациональных направлений охраны и использования природных ресурсов. Как и некоторые другие участники конференции, они считают, что карты охраны природы должны не только отражать охраняемые объекты, но и характеризовать последствия нерационального использования природных ресурсов. Авторы составили перечень карт по охране природы Узбекистана; в него входят комплексная карта охраны природы республики, карта охраны и рационального использования земельных, водных и растительных ресурсов, карта природоохранного районирования УзССР и др.

М. Койчиев, С. У. Умурзаков, Д. Шакирбеков (Академия наук Киргизской ССР) сделали доклад об охране природы в Киргизии и ее картографировании. В связи с разработкой комплексного научно-справочного атласа Киргизской ССР впервые составляется ряд мелкомасштабных оценочных и прикладных карт, отражающих характер и масштабы природопользования, современное состояние среды и меры по ее охране. На карте природопользования и охраны природы м. 1 : 1 500 000 будут показаны характер и интенсивность хозяйственного использования основных природных ресурсов; территории, требующие мероприятий по охране и воспроизводству естественных ресурсов; территории и природные объекты, охраняемые в законодательном порядке. На карте оценки природных ландшафтов и режима их охраны м. 1 : 3 000 000 будут показаны значимость природных ландшафтов в хозяйственном, научном, рекреационном и эстетическом отношениях, типичные, уникальные и редкие ландшафты, предлагаемый режим их использования и охраны. Завершает набор этих карт карта природоохранительного районирования Киргизии м. 1 : 3 000 000.

Два доклада сотрудников Всесоюзного научно-исследовательского института лекарственных растений (ВИЛР, Московской области) были посвящены рациональному использованию природных ресурсов. **Л. Н. Зайко** и **А. И. Шретер** сделали доклад о картах ареалов лекарственных растений как основе рационального использования и охраны их природных ресурсов. Они сообщили, что подготовлен к печати «Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР», отражающий распространение 234 видов; для некоторых видов даются сведения об их заготовках и ресурсах. Этот атлас не только облегчает планирование заготовок каждого вида лекарственных растений, но и послужит основой для проведения работ по охране природных зарослей и повышению их продуктивности. **И. Л. Крылова** и **Г. В. Буданова** сообщили об использовании картографических материалов для создания заказников лекарственных растений. При обследовании автономных республик и отдельных областей для выявления запасов лекарственных растений в ВИЛРе составляются картосхемы с обозначением мест, в которых изучаемый вид имеет большее обилие, т. е. образует «промышленные заросли». Такие картосхемы позволяют выявить территории с высокой урожайностью лекарственных растений с целью организации заказников для определенных видов.

Большие успехи достигнуты в решении вопросов охраны природы Украинской ССР картографическим путем. Однако охране растительного мира в этой республике (судя по материалам конференции) уделяется значительно меньше внимания, чем охране почв и вод. В какой-то мере это можно объяснить слабой сохранностью естественного растительного покрова на большей части территории Украины. Этой проблеме был посвящен доклад **А. П. Золовского** и **Н. Ф. Царя** (Сектор географии АН УССР) о комплексном картографировании охраны лесов (на примере одной из областей УССР). Авторы разрабатывают серию карт охраны и рационального использования лесов. Они считают необходимым отразить на этих картах: 1) обобщенные характеристики леса (фактическое размещение лесопокрытых площадей, преобладающие породы деревьев); 2) народнохозяйственное значение леса, степень и характер его использования (категории лесов, запасы древесины, объем ее заготовок и т. д.); 3) природоохранные функции лесов (водоохранная, водорегулирующая, почво- и полезащитная, климатическая, санитарно-гигиеническая и рекреационная, а также лесистость территории и лесообеспеченность населения); 4) природные процессы и антропогенные факторы, вызывающие ветровалы, буреломы, а также нарушения правил рубки леса и т. д.; 5) защита и охрана лесов (борьба с вредителями, защита от болезней, расселение полезных птиц и насекомых, противопожарная охрана); 6) мероприятия по восстановлению лесов, естественному возобновлению, искусственному лесоразведению; 7) комплексные лесохозяйственные, лесокультурные и лесомелиоративные мероприятия по изменению состава и структуры древостоя, повышению продуктивности лесов, их биологической устойчивости, санитарного состояния и природоохранной роли (реконструкция насаждений, рубки ухода, санитарные рубки и пр.).

Из этой серии особый интерес представляют некоторые карты. Так, карта природоохранных функций лесов включает характеристику их значения в народном хозяйстве (эксплуатационные леса) и в защите окружающей среды (леса зеленых зон городов, водозащитные, почвозащитные и дорогозащитные). Кроме того, показан удельный вес природоохранных лесных насаждений во всей лесопокрытой площади.

Карта мероприятий по защите и охране лесов отображает объем и характер различных мер борьбы с болезнями и вредителями леса.

На отдельной карте показаны защитные рубки леса (лесовосстановительные, санитарные, рубки ухода). Специальная картограмма отражает соотношение защитных и эксплуатационных рубок (через объем заготовок древесины).

На карту мероприятий по лесовосстановлению нанесены показатели объема и видов лесовосстановительных работ, а также соотношение площадей, на которых они проводятся, со всеми площадями леса.

О. Б. Волобой, Н. П. Кравченко, С. П. Яндола (Гипроград) сделали доклад о картографировании использования природных ресурсов и охранных мероприятий в схеме районной планировки Львовской области. Они перечислили некоторые показатели охраны растительности, которые нашли отражение на карте функционального районирования территории области по природным условиям. Это — охрана лесных массивов у истоков рек в Карпатах, организация заповедников и природных парков, перспективное облесение склонов гор, оврагов, берегов рек и водохранилищ.

Доклад **Л. Е. Осауленко** (Киевский университет) был посвящен разработке карты охраны природы для школьно-краеведческого атласа (на примере Киевской области). На этой карте автор раздельно показывает мероприятия по охране природной среды, проводимые в настоящее время и перспективные: существующие и проектируемые осушительные и оросительные системы, противоэрозионные лесонасаждения, полезащитные лесополосы.

Интересен опыт картографирования заповедных территорий и объектов Крыма, показанный в докладе **А. В. Ена** (Сектор географии АН УССР). На карте охраны окружающей природной среды Крыма изображены 3 заповедника, 140 небольших по площади памятников природы, 8 заказников и 21 памятник садово-паркового искусства. Общая площадь их составляет более 2.5% всей территории полуострова — это один из самых высоких показателей заповедной насыщенности в СССР. Из них 148 закартографированных памятников природы и заказников подверглись бонитировке: объекты первого бонитета (13) представляют наибольшую научную ценность и должны быть использованы преимущественно в качестве эталонов природы для стационарных исследований; объекты второго бонитета (51) могут быть использованы для стационарных и полустационарных исследований динамики и ритмики развития природных комплексов, для полевой практики студентов и выборочно в целях познавательного туризма; объекты третьего бонитета (84) можно использовать для рекреационных и экскурсионно-географических целей. Кроме того, на этой карте различной штриховкой раздельно показаны ландшафтные (комплексные) объекты (51), ландшафтно-ботанические (21), ландшафтно-зоологические (3) и т. д. Карта дает наглядное представление о неравномерном распределении объектов охраны природы в Крыму: их больше всего в крымском субсредиземноморье (65) и на главной крымской гряде (50), заметно меньше в крымском предгорье (23), в равнинном Крыму (18) и на керченском холмогорье (16).

В решении VI Всесоюзной конференции по тематическому картографированию подчеркнуто, что одной из первоочередных задач является разработка содержания и методов создания карт охраны природы и окружающей среды для Советского Союза и его отдельных районов.

А. С. Карпенко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 I 1976.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными ниже правилами.

1. Статьи, являющиеся результатом работы, проведенной в учреждениях, должны иметь направление от соответствующих учреждений.

К печати принимаются только статьи, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные или теоретические выводы.

В конце статьи должно быть указано полное название учреждения или лаборатории, в которых выполнена работа.

Статьи членов Всесоюзного ботанического общества печатаются в первую очередь.

2. Статьи должны быть технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны, не должны превышать 25 стр. на машинке, а объем сообщений 15 стр. на машинке. В этот объем входят литература и рисунки.

3. В Редакцию должны быть представлены два экземпляра рукописи, подписанные автором (первый и второй машинописные экземпляры), напечатанные через два интервала. На машинке ничего не подбивать черточками или точками; выделения курсива, разрядки и т. п. делаются от руки в карандаше; римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской «1» и букв «Б» и «Ш»; обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания; в десятичных дробях ставить точки после целых чисел, точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если цифры даются столбцами, то при повторении их не ставить кавычек, а повторять цифры;

4. Латинские названия растений, формулы и условные обозначения должны быть написаны на машинке. В сноске дается указание, по какому источнику приведены латинские названия.

5. Необходимо отмечать в сомнительных случаях строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные двумя черточками снизу (например: $\underline{\underline{О}}$ — прописная буква, $\overline{\overline{о}}$ — строчная буква, 0 — нуль) и пояснять на полях все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов.

6. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках дается общепринятое сокращение названия по первым буквам; во всех повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: «Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН)», повторно: «БИН», «в лабораториях БИНа» и т. д.

7. Ссылки на литературу в тексте даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «. . . указывал еще В. Л. Комаров (1909)» и 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «. . . как прежде указывалось (Комаров, 1909)» или в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)». Для иностранных работ «. . . указывал еще Энглер (Engler, 1909)» и «. . . как прежде указывалось (Engler, 1909 : 8—11)». Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте, условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точной цитации литературных источников, даваемой в кавычках, указание цитируемых страниц обязательно.

8. Список литературы печатается на машинке с отдельного листа и дается под заголовком «Литература». В списке должны быть опущены чисто библиографические данные — указание на число страниц, иллюстраций, на стоимость издания; место издания и издательство указываются только в меру необходимости.

Литература в списке располагается так: 1) сначала приводится русская литература (в русском алфавите), затем иностранная (в латинском алфавите); 2) инициалы автора ставятся после фамилии, если же есть соавторы, то их инициалы ставятся перед фамилией; пример: Иванов П. П., А. И. Жуков и Л. П. Петров; 3) если приводятся несколько работ одного автора, опубликованных в одном и том же году, то в списке литературы и в текстовых ссылках на список рядом с годом надо ставить буквы в алфавитном порядке; например (1905а, б); при повторных упоминаниях в тексте того же автора инициалы опускаются (повторно инициалы даются только при фамилиях авторов-однофамильцев).

Для журнальных статей последовательно приводятся: фамилия автора, инициалы (если автор не один, то у соавтора приводятся вначале инициалы, затем фамилия), год (в круглых скобках), заглавие статьи, название журнала, номер тома и выпуска (цифрами, без слов «том», «выпуск»).

Для книг приводятся: фамилии и инициалы автора, год (в скобках) и полное название книги.

Диссертационные не опубликованные работы приводятся в списке с указанием места хранения рукописи и обозначением «дисс.».

9. Все таблицы (текстовые) должны иметь заголовки и (если их больше одной) порядковую нумерацию, которая ставится над заголовками таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, в скобках слово «таблица» сокращается, например: (табл. 2).

10. Фотоснимки (для тоновых клише) представляются в двух экземплярах. Фотоснимки должны быть отпечатаны на гладкой (не сатинированной) бумаге, с накатом. Формат иллюстраций должен быть таким, чтобы при воспроизведении их не требовалось уменьшения более чем в 3 раза. На оборотной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны простым мягким карандашом (без продавливания): а) фамилия автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Нумерация ведется в порядке первого упоминания рисунков в тексте, после упоминания рисунка в тексте (сокращенно: рис. 1, рис. 2 в круглых скобках или в общем контексте); на поле рукописи делается разметка расстановки рисунков (рис. 1, рис. 2 и т. д.).

Все условные обозначения, имеющиеся на рисунке, должны быть объяснены в подписи к рисунку или в тексте, рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей. Выделения легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, и содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте; в подписи к рисунку указывается, что дается на оси абсцисс и что на оси ординат.

Подписи к рисункам и картам должны быть напечатаны на пишущей машинке на отдельном листе и помещены в конце статьи, вслед за списком литературы.

11. Авторы оригинальных и дискуссионных статей должны представлять к печати резюме. Желательно текст резюме (на русском языке) сопровождать переводом на английский язык. Размер резюме не должен превышать 5—10 строк машинописи.

В текст статьи включается реферат, помещенный после заглавия. Размер реферата определяется объемом статьи, но не должен превышать 15 строк на машинке.

Редакция сохраняет за собой право делать необходимые исправления, сокращения и дополнения. Рукописи, литературно не обработанные, возвращаются авторам для доработки.

12. Все статьи, за исключением хроникальных и рецензий, следует представлять с рефератами. В заголовке реферата должно быть указано: название статьи, инициалы и фамилия автора, название журнала, в котором публикуется данная статья. В конце реферата должна быть приведена библиография (количество названий) и указано число рисунков. Размер реферата не должен превышать 1 стр. машинописного текста. Реферат надо представлять в двух экземплярах.

13. Редакция посылает автору одну корректуру, которая должна быть проверена, подписана автором к печати и срочно выслана обратно в Редакцию. Изменения и дополнения в тексте корректуры не допускаются, должны быть исправлены только ошибки и опечатки. Неполучение от автора корректуры или несвоевременное получение ее не приостанавливает печатание статьи.

14. При рукописи должны быть указаны: точный адрес, фамилия, имя и отчество автора, его специальность, звание.

15. Редакция посылает автору бесплатно 25 авторских оттисков статьи.

Vol. LXI July, 1976 *№ 7*

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

B. Rodkiewicz, J. Bednara, R. Sniežko. Polarization of cells during megasporogenesis in *Onagraceae* 905

A. V. Polozhiy, A. T. Maltzeva, V. A. Smirnova. Analysis of the island steppe flora of Yenisei region in Siberia 910

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 926

V. N. Filippenko. Application of the epoxy resins in light microscopy for embedding of the vacuolare plant tissues. (926).

NEW TAXA 930

V. V. Boczantzeva. New genus *Asterotricha* V. Bocz. (*Cruciferae*) from Kazakhstan. (930).

REPORTS 932

O. P. Kamelina, M. S. Yakovlev. The development of anther and microgametogenesis in representatives the families *Dipsacaceae* and *Morinaceae*. (932). — **L. I. Egorova.** Kinetics of photosynthesis after high temperature treatment. (945). — **V. I. Mikhailov.** New data on the genus *Nitzschia* Hass. (*Bacillariophyta*) in waters of Western Taimyr. (950). — **M. N. Karavayev.** On the composition of synusium of soil lichens in relic steppe communities of Yakutia. (956).—**R. K. Askerova.** The system of the subfamily *Cichorioideae* Kitam. (*Asteraceae*). (961). — **P. G. Zhukova, V. V. Petrovsky.** Chromosome numbers of some Western Chukotka plant species, II. (963). — **A. P. Sokolovskaya, N. S. Probatova.** On the karyological characteristics of genera *Milium* L. and *Holcus* L. (*Poaceae*). (969). — **A. D. Mikheev.** Contribution to the flora of the Caucasus Mineral Waters region. (973). — **V. I. Matveev, E. G. Biryukova, N. S. Simakova, A. M. Zotov.** On the plant species new for the Kuibyshev and Orenburg regions. (980). — **Yu. A. Kotukhov.** *Elÿmus canadensis* L. — new adventive plant in the flora of the U.S.S.R. (981). — **E. V. Shlyakova.** Segetal flora of Kirov and Perm regions. (982). — **V. A. Bannikova.** Morphology of panicle and peculiarities of flowering of *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf. (990). — **V. V. Ponomarenko.** Does the species *Malus hissarica* Kudr. exist? (993).

SURVEYS OF ARTICLES 999

M. V. Markov. On the trend being developed in population ecology of plants by John L. Harper. (999). — **V. N. Petrova.** Abscisic acid — the hormone of plants. (1004).

REVIEWS 1017

P. L. Gorchakovsky. (A review). Szata roslinna Polski. 1972. (1017). **N. Manibazar, B. M. Mirkin.** *B. Dashnyam.* Flora and vegetation of Eastern Mongolia. 1974. (1018). — **B. M. Mirkin.** (A review). Biological resources and natural conditions of Mongolia, vol. 4 and 5. (A. A. Yunatov. Desert steppes in Northern Gobi in Mongolia. 1974. Structural and dinamic of sfeppe's and deserts ecosistems of MPR. 1974). (1020).—**V. V. Ukraintseva.** *A. Boros, M. Jarai-Komlodi.* An atlas of recent European Moss spores. 1975. (1023). — **A. M. Chernikov, A. E. Bobrov.** *T. A. Lukina.* Johann Fridrich Eschscholz (1793—1831). Scientific-biographical series. 1975. (1024). — **Yu. V. Gamaley.** Transport in plants. I. Phloem transport. Encyclopedia of plant physiology. New series. Vol. 1. 1975. (1026). — **K. L. Vinogradova.** (A review). Advance of algology in Japan. 1975. (1027).

CHRONICLE 1031

A. S. Karpenko. The role of mapping in solving the problems of plant world protection (on the materials of the VI All-Union conference on thematic mapping, Kiev, 23—25 april 1975). (1031).

Rules for the authors 1036

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Б. Родкевич, Й. Бэднара, Р. Снежко. Поляризация клеток в мегаспорогенезе у *Onagraceae* 905

А. В. Положий, А. Т. Мальцева, В. А. Смирнова. Анализ флоры островных приенисейских степей 910

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 926

В. Н. Филиппенко. Использование эпоксидных смол в световой микроскопии для заливки вакуолизированных растительных тканей. (926).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 930

В. В. Бочанцева. Новый род *Asterotricha* V. Bocz. (*Cruciferae*) из Казахстана. (930).

СООБЩЕНИЯ 932

О. П. Камелина, М. С. Яковлев. Развитие пыльника и микрогаметогенез у представителей сем. *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. (932). — **Л. И. Егорова.** Кинетика фотосинтеза после воздействия повышенной температуры. (945). — **В. И. Михайлов.** Новые данные о роде *Nitzschia* Hass. (*Bacillariophyta*) в водоемах Западного Таймыра. (950). — **М. Н. Караваев.** О составе синузии напочвенных лишайников в реликтовых степных сообществах Якутии. (956). — **Р. К. Аскерова.** Система подсемейства *Cichorioideae* Kitam. (*Asteraceae*). (961). — **П. Г. Жукова, В. В. Петровский.** Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, II. (963). — **А. П. Соколовская, Н. С. Пробатова.** К кариологической характеристике родов *Milium* L. и *Holcus* L. (*Poaceae*). (969). — **А. Д. Михеев.** Дополнение к флоре района Кавказских Минеральных Вод. (973). — **В. И. Матвеев, Е. Г. Бирюкова, Н. С. Симакова, А. М. Зотов.** О новых для Куйбышевской и Оренбургской областей видах растений. (980). — **Ю. А. Котухов.** *Elymus canadensis* L. — новое заносное растение флоры СССР. (981). — **Е. В. Шлякова.** Сегетальная флора востока лесной зоны европейской части СССР. (982). — **В. А. Банникова.** Морфология соцветия и особенности цветения *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf. (990). — **В. В. Пономаренко.** Существует ли вид *Malus hissarica* Kudr.? (993).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ 999

М. В. Марков. О направлении, развиваемом Джоном Л. Харпером в популяционной экологии растений. (999). — **В. Н. Петрова.** Абсцизовая кислота — гормон растений. (1004).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1017

П. Л. Горчаковский. (Рецензия). Растительный покров Польши. 1972. (1017). — **Н. Манибазар и Б. М. Миркин.** *Б. Дашням.* Флора и растительность Восточной Монголии. 1974. (1018). — **Б. М. Миркин.** (Рецензия). Биологические ресурсы и природные условия МНР, тт. 4 и 5 (*А. А. Юнатов.* Пустынные степи Северной Гоби в МНР. 1974. Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. 1974). (1020). — **В. В. Украинцева.** *А. Борос, М. Ярай-Комлоди.* Атлас спор современных европейских мхов. 1975. (1023). — **А. М. Черников, А. Е. Бобров.** *Т. А. Лукина.* Иоганн Фридрих Эшшольц (1793—1831). Научно-биографическая серия. 1975. (1024). — **Ю. В. Гамалей.** (Рецензия). Транспорт в растениях. I. Флоэмный транспорт. Нов. сер. «Энциклопедия по физиологии растений», 1975, т. 1 (1026). — **К. Л. Виноградова.** (Рецензия). Успехи альгологии в Японии. (1975). (1027).

ХРОНИКА 1031

А. С. Карпенко. Роль картографирования в решении вопросов охраны растительного мира. (По материалам VI Всесоюзной конференции по тематическому картографированию, Киев, 23—25 апреля 1975 г.). (1031).

Правила для авторов 1036

ОБЪЯВЛЕНИЕ

Отделение общей биологии Академии наук СССР объявляет конкурс на соискание в 1976 году следующих премий имени выдающихся ученых:

1. Премия имени Н. И. Вавилова — в размере 2000 рублей — за выдающиеся исследования в области генетики, селекции и растениеводства.

Срок представления работ до 26 августа 1976 года.

В конкурсе на соискание премии могут участвовать отдельные лица персонально. При представлении коллективных работ указываются лишь ведущие авторы, но не более трех человек.

Право выдвижения кандидатов на соискание премии предоставляется академикам и членам-корреспондентам Академии наук СССР и академий наук союзных республик, научным учреждениям, высшим учебным заведениям, научным обществам. научным советам Академии наук СССР и других ведомств по важнейшим проблемам науки.

При выдвижении кандидатов на соискание премии необходимо представить в Отделение общей биологии АН СССР (Москва, В-71, Ленинский проспект, 14) с надписью «На соискание премии имени. . . »:

а) мотивированное представление, включающее научную характеристику работы, ее значение для развития науки и народного хозяйства;

б) опубликованную научную работу (серию работ), материалы научного открытия или изобретения в 3-х экземплярах;

в) сведения об авторе (перечень основных научных работ, открытий, изобретений, место работы и занимаемая должность, домашний адрес).

Работы, удостоенные Ленинской премии, Государственной премии, а также именных премий академий наук союзных республик и отраслевых академий, на соискание премий имени выдающихся ученых не принимаются.

К ст. Б. Родкевич, Й. Боднара, Р. Снежко, стр. 906

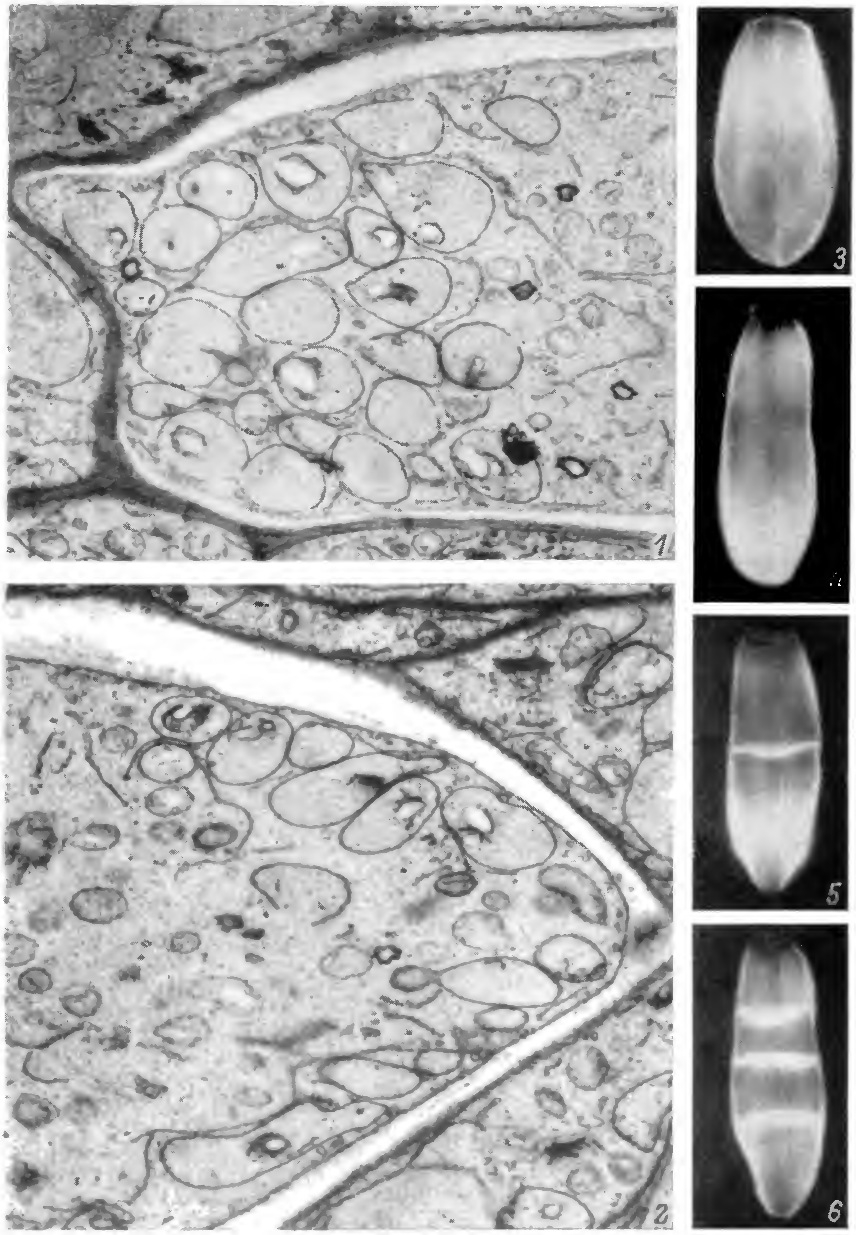


Таблица I

Epilobium palustre: *1* — микропилярная часть мейоцита с пластидами, ×5000; *2* — халазальная часть мейоцита, ×5000; *3—6* — флуоресценция каллозы в мейоците, диаде и тетраде, ×1000.

К ст. Б. Родкевич, Й. Бэднара, Р. Снежко, стр. 906

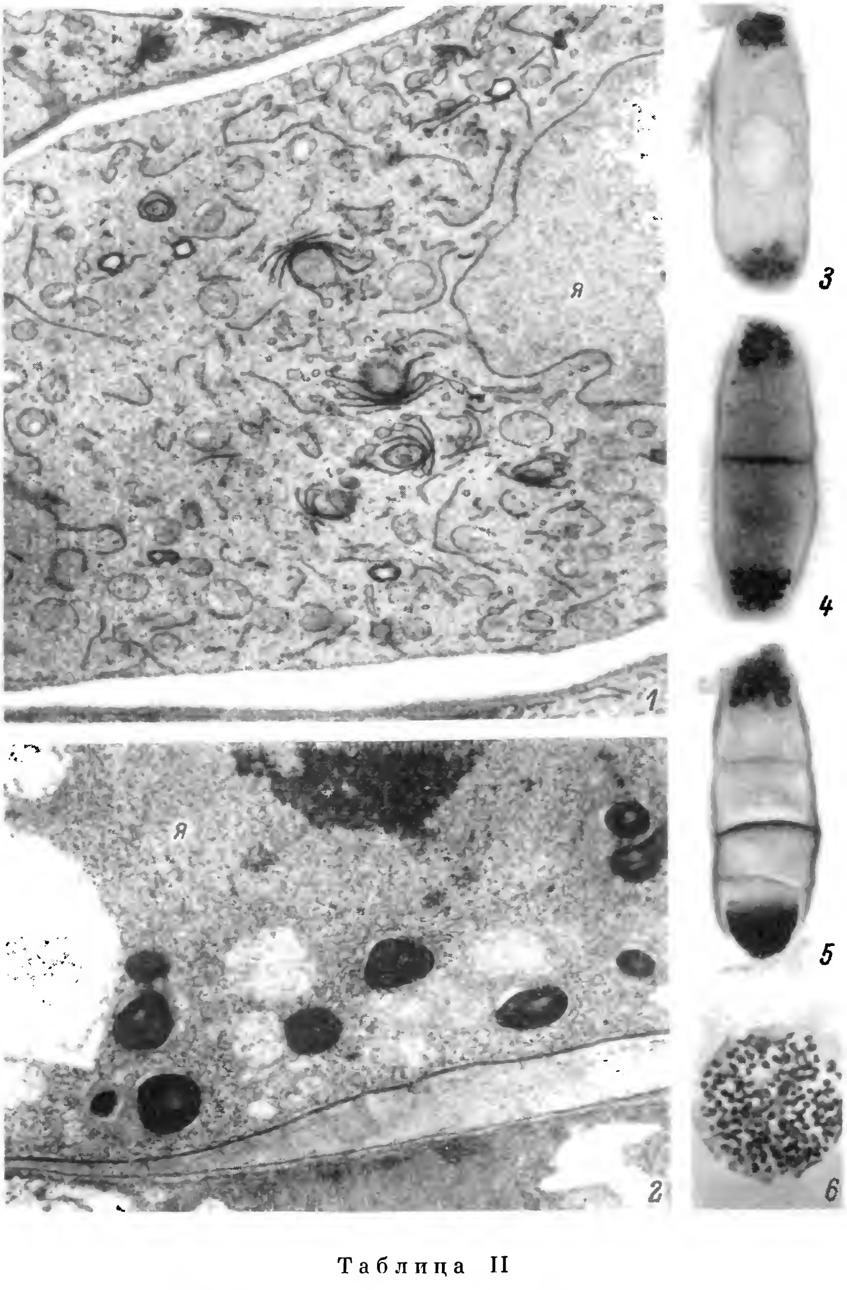
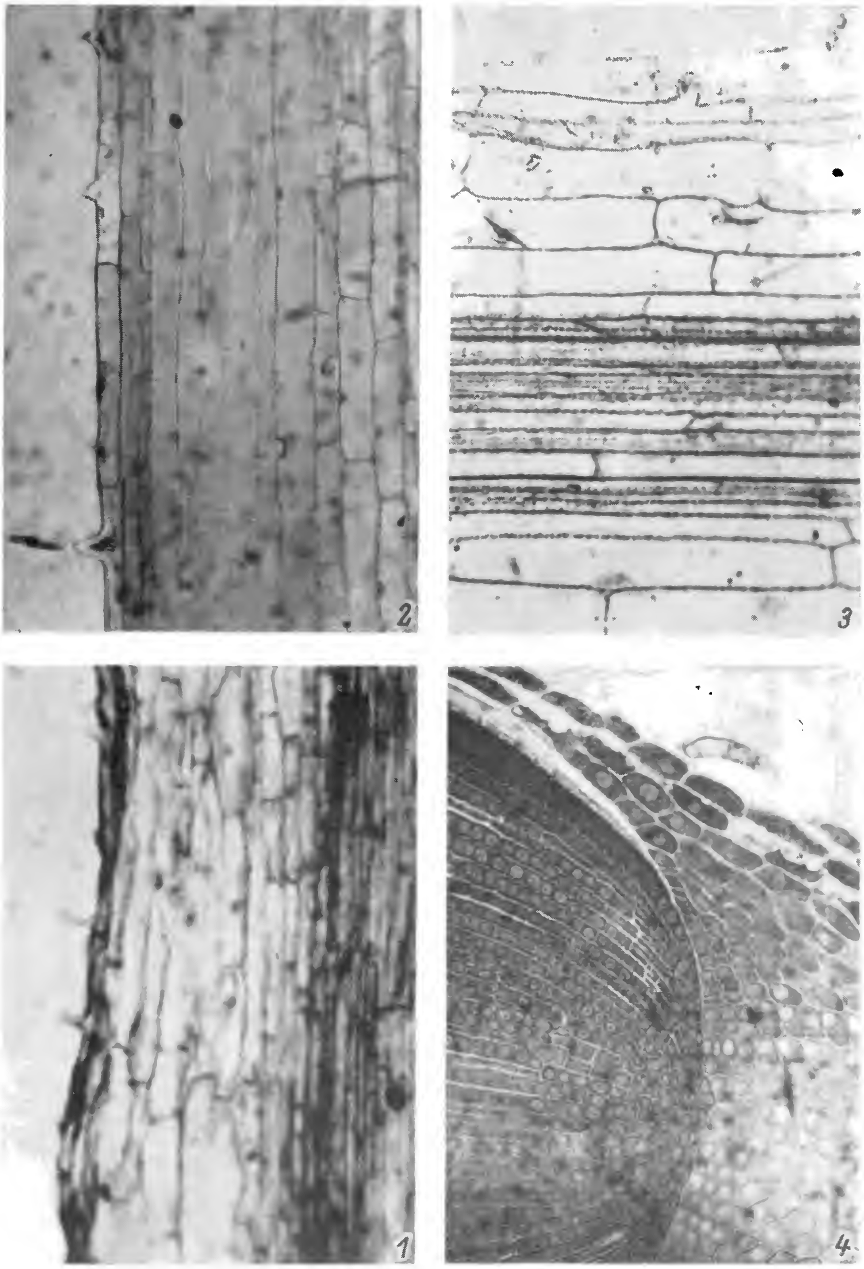


Таблица II

Epilobium palustre: *1* — мейоцит, участок между ядром (*я*) и халазальной группой пластид, ×5000; *2* — развивающаяся мегаспора, пластиды с зернами крахмала, ×10 000; *3—6* — PAS реакция, видны скопления зерен крахмала; *3* — мейоцит, *4* — диада, *5* — тетрада мегаспор, *6* — сильно раздавленная функциональная мегаспора, ×1000.

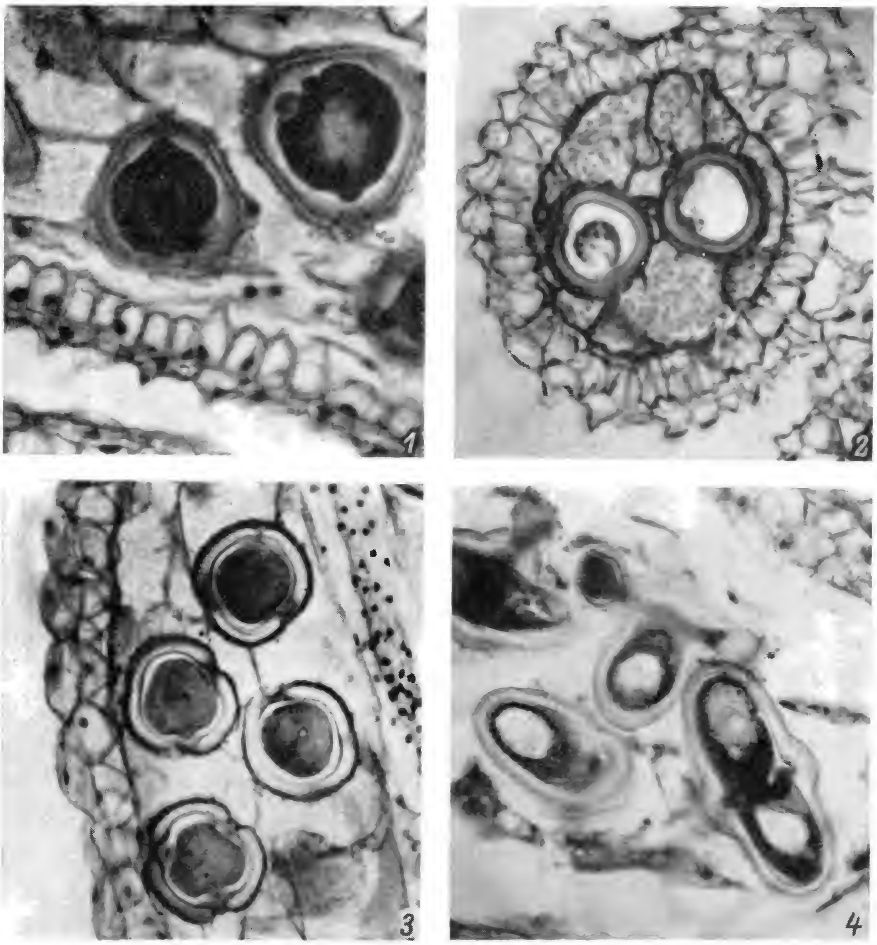
К ст. В. Н. Филиппенко, стр. 928



Фрагменты продольных срезов.

1 — корень проростка кукурузы с вакуолизированными клетками из зоны корневых волосков (фиксация по Навашину, окраска альциановым синим, заливка в парафин); *2* — корень проростка кукурузы с вакуолизированными клетками из зоны корневых волосков (фиксация в $KMnO_4$, заливка в дуркупаны); *3* — корень проростка пшеницы с вакуолизированными клетками из зоны корневых волосков (фиксация в $KMnO_4$, заливка в дуркупаны); *4* — кончик корня проростка кукурузы с меристематическими клетками (двойная фиксация в глутаральдегиде и $KMnO_4$, заливка в эпон).

К ст. О. П. Камелиной, М. С. Яковлева. стр. 937



1 — *Knautia arvensis* — фрагмент пыльника с 2-клеточной пыльцой; *2* — *Scabiosa lucida* — поперечный срез через пыльцевое гнездо на стадии деления генеративной клетки; *3* — *S. bipinnata* — участок пыльника на стадии 3-клеточной пыльцы; *4* — *Morina lehmanniana* — участок пыльника на стадии 2-клеточной пыльцы.

К ст. В. И. Михайлова, стр, 951

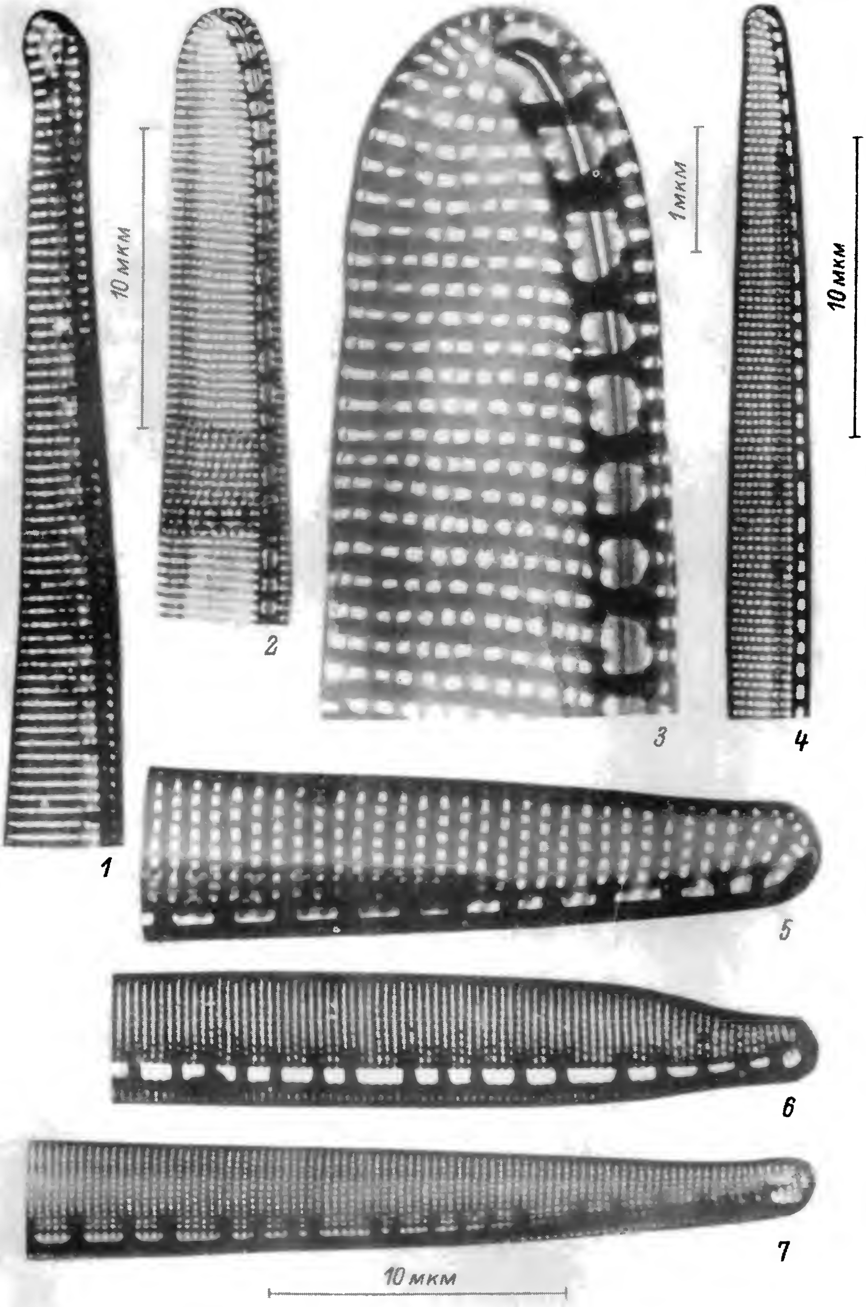


Таблица I

1 — *Nitzschia denticula* var. *baicalensis*; *2, 3* — *N. polaris*; *4, 5* — *N. frigida*; *6* — *N. dissipata*; *7* — *N. acuta*.

К ст. В. И. Михайлова. стр. 952

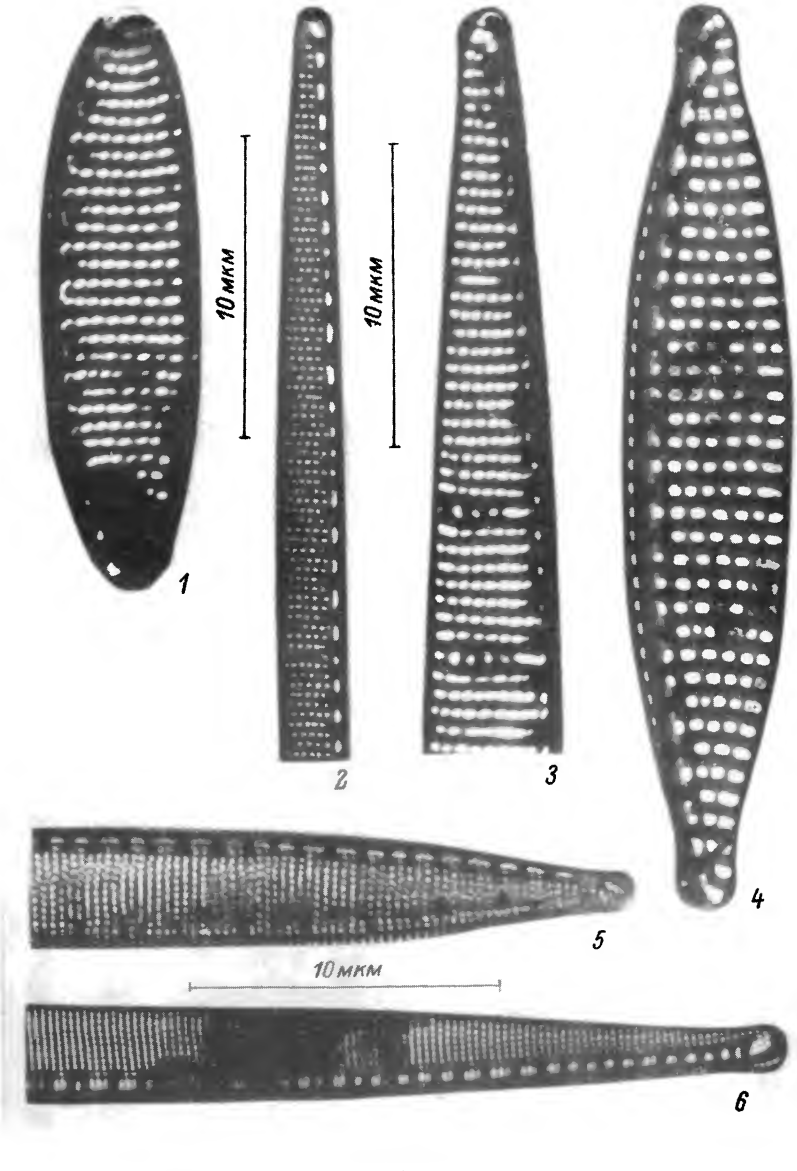


Таблица II

1 — *Nitzschia amphibia*, створка; 2 — *N. subtilis*, 3 — *N. intermedia*, 4 — *N. frustulum* var. *subsalina*, створка; 5 — *N. romana*, 6 — *N. gracilis*.

К ст. В. И. Михайлова, стр. 953

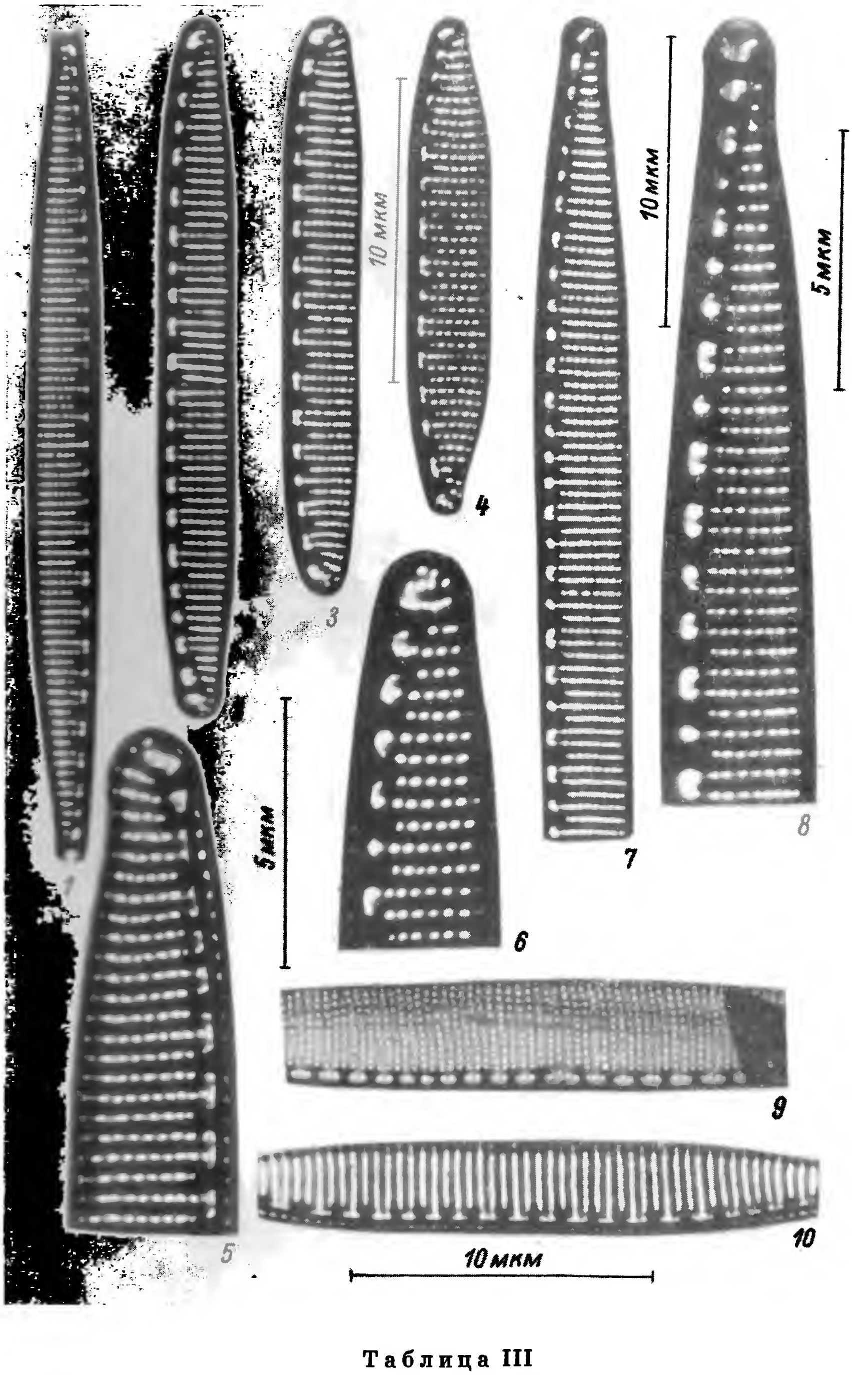
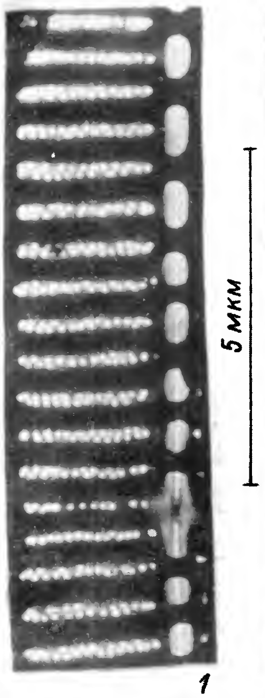


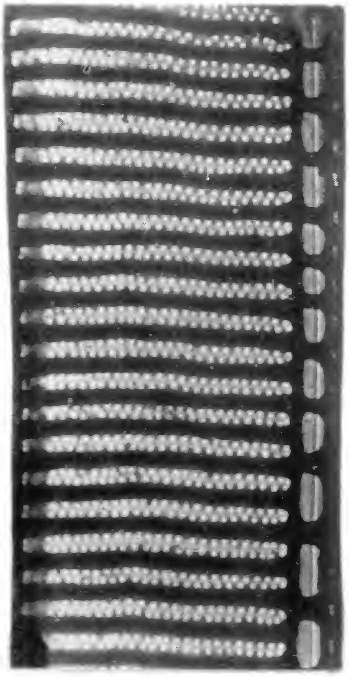
Таблица III

1—6 — *Nitzschia fonticola* (1—4 — створки, 5, 6 — концы створок); 7, 8 — *N. palea* 9, 10 — фрагменты створок (9 — *N. kuetzingiana* var. *exilis*, 10 — var. *kuetzingiana*).

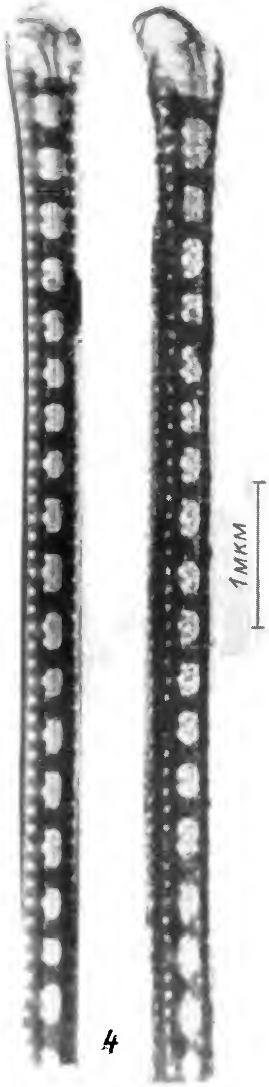
К ст. В. И. Михайлова, стр. 954



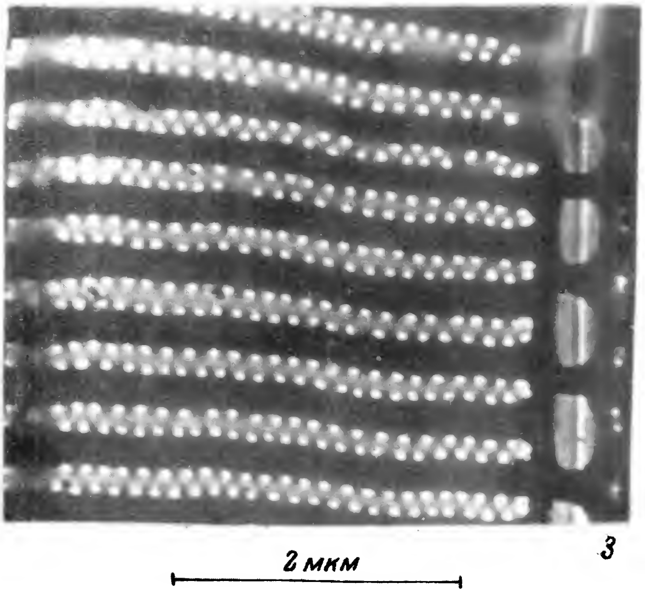
1



2



4



3

Таблица IV

1—3 — фрагменты створок (*1* — *Nitzschia turgidula*; *2*, *3* — *N. heimii*); *4* — *N. acicularis* (конец створки).

Адрес редакции «Ботанического журнала»:

199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1. Телефон 18-36-12

Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. А. Александрова* и *Н. З. Петрова*

Сдано в набор 5/IV 1976 г. Подписано к печати 16/VI 1976 г. Формат бумаги $70\times108^{1}/_{16}$.
Печ. л. $8^{1}/_{2}+4$ вкл. ($^{1}/_{2}$ печ. л.) = 12.60 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.42. Тип. зак. 1130.
М-37289. Тираж 2604.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индек
70056